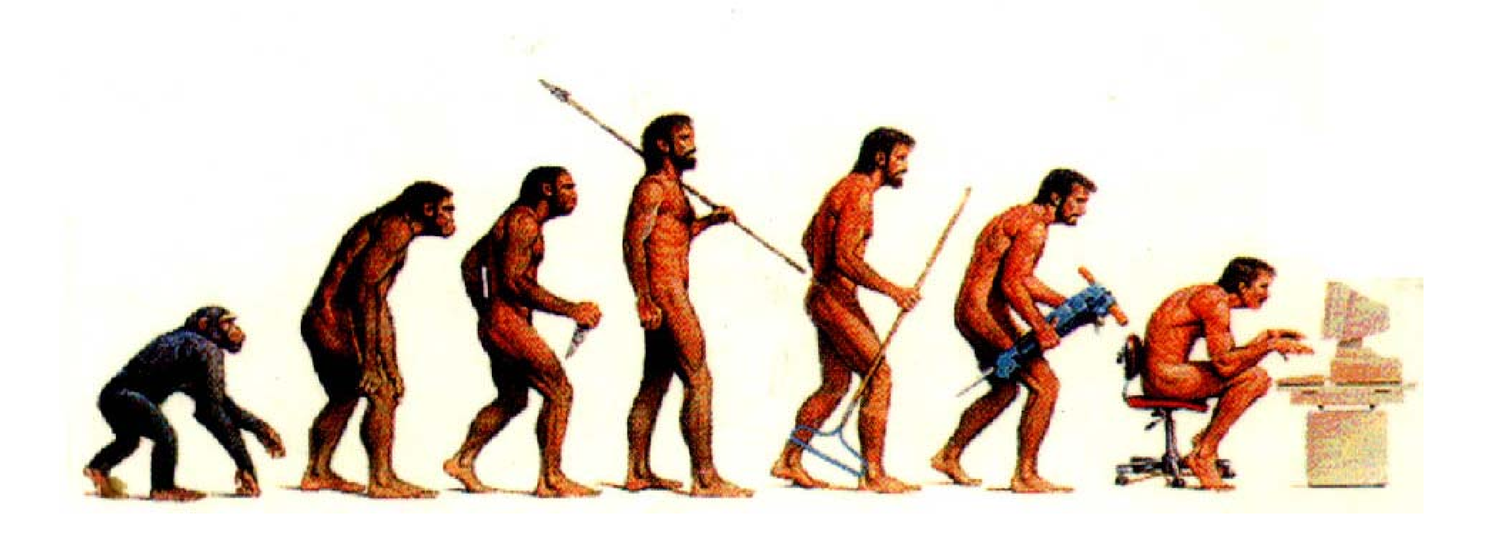
И. П. Аносов, Л. Я. Кулинич

Основы эволюционной теории



І.П. Аносов, Л.Я. Кулінич

ОСНОВИ ЕВОЛЮЦІЙНОЇ ТЕОРІЇ

навчальний посібник

Затверджено Міністерством
освіти України

Київ Твім інтер 1999

И.П. Аносов, Л.Я. Кулинич

ОСНОВЫ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ

учебное пособие

Утверждено Министерством
образования Украины

Киев Твім інтер 1999

ББК 28.02.73 А69

Предлагаемое учебное пособие представляет собой современное изложение эволюционной теории — современного дарвинизма. Детально рассматриваются доказательства эволюции, филогения органического мира, антропогенез, учение Ламарка, учение Дарвина, синтетическая теория эволюции, вид и видообразование. Материалы излагаются в контексте истории проблемы.

Пособие предназначено для высших учебных заведений - студентов биологических специальностей университетов, педагогических институтов, аспирантов, а также учителей биологии и всех интересующихся общими вопросами биологии и эволюции. Пособие можно использовать для чтения курса "История биологии".

Рецензенты:

Писанец Е. М., доктор биологических наук, заведующий отделом систематики позвоночных и заведующий зоомузеем Национального научного природоведческого музея НАН Украины.

Кошелев А. И., профессор, доктор биологических наук, заведующий кафедрой экологии и охраны природы Мелитопольского государственного педагогического института.

Электронная версия.

Нумерация страниц книги-оригинала и электронной версии не совпадает.

ISBN 966-7430-02-2

ПРЕДИСЛОВИЕ

Наука, которая в нашей стране называется "дарвинизмом", в Европе и Северной Америке именуется "теорией эволюции", "эволюционизмом". После распада СССР студенты часто спрашивают: почему в программе обучения остался дарвинизм и изучается ли эта наука на Западе?

Дарвинизм — это тот раздел биологии, который в результате засилья догматических взглядов пострадал в советское время в такой же степени, как и генетика. Но в отличие от генетики в послелысенковский период по дарвинизму не был создан широкий спектр учебников. В этот период развития биологии в СССР было издано несколько пособий по дарвинизму: Правдин (1968), Парамонов (1978), Северцов (1981), Георгиевский (1985), Яблоков, Юсуфов (1989). Такая скудность дарвинистической литературы в стране, где многие годы "творчески развивали" дарвинизм, есть следствие двух обстоятельств: дарвинизм продолжал осуществлять идеологические функции в биологии, а лысенковизм еще долго оставался в головах руководителей просвещения и биологии конечной истиной.

На Западе, тем временем, проводились тщательные эксперименты по проверке положений Дарвина, издавались оригинально составленные пособия, многие из которых, к счастью, были переведены и в нашей стране.

Эволюционизм представляет собой синтетическую науку, базирующуюся на всех науках биологического комплекса. Для его освоения необходимы многие понятия из других биологических наук. Поэтому в начале разделов и глав имеются терминологические словари — **тезаурусы** *(греч. тезаурос — клад).* За терминологией следует **хронография** *(греч. хронос — время и графа — пишу)* — последовательное во времени описание событий.

По мнению оригинального советского биолога А. А. Любищева, прошлое науки - это не кладбище с могильными плитами над навеки похороненными заблуждениями, а собрание недостроенных архитектурных ансамблей, многие из которых не были закончены не из-за порочности замысла, а из-за несвоевременности рождения проекта или из-за чрезмерной самоуверенности "строителей".

Такое построение пособия позволит студенту быстро изучить нужный материал, а в случае необходимости — уточнить содержание основных понятий биологии. Хронографические очерки дают возможность увидеть изучаемую проблему в контексте научных событий, на общем фоне развития науки.

ВВВДЕНИЕ

Терминология

Гипотеза *(греч. гипотеза — предположение)* — научное предположение, выдвигаемое для объяснения какого-либо явления. По мнению А. Эйнштейна, гипотеза выполняет такие функции. Она объединяет воедино все известные факты и данные, связанные с конкретной проблемой. Гипотеза объясняет все уже известные факты. Гипотеза должна отвечать таким требованиям. Она должна быть проверяемая экспериментально. Она должна быть достаточно оригинальной — включать элементы нового. Гипотеза должна быть согласованной с прошлым, т. е. автору необходимо проявлять эрудицию в данном вопросе. Гипотеза должна быть честной (в ней не должно быть сознательных искажений) и свободной от внешних не научных влияний и от догматизма.

Учение — совокупность взглядов ученого или философа.

Догма *(греч. догма —мысль, учение)* — положение, принимаемое за непреложную истину без доказательств, положение, которое считается истинным при любых условиях.

Доктрина *(лат. доктрина — положение, учение)* — руководящий принцип.

Идея *(греч. идеа — начало, основа, первоначальный образ, понятие)* — основная мысль, общее понятие о явлении.

Концепция *(лат. концептио — восприятие)* — система взглядов на определенное явление, основная идея.

Принцип *(лат. принципум — начало, основа)* — основное исходное положение, руководящая идея, основное правило деятельности.

Теория *(греч. теория — размышление)* — хорошо разработанная и проверенная наблюдениями и экспериментами гипотеза. Теория описывает, объясняет и предвидит явления в определенной области знаний.

Дарвинизм как наука

Дарвинизм — это учение Ч. Р. Дарвина о происхождении жизни, возникновении разнообразия живой природы, адаптации и целесообразности у живых организмов, о возникновении человека, возникновении пород и сортов. Вначале это было учение, и, как всякое другое учение (марксизм, маоизм, буддизм), оно носило имя учителя — "дарвинизм". Этот термин был предложен другом Ч.Дарвина— Т. Гексли (1868) и А. Р. Уоллесом - соавтором Дарвина **по** открытию принципа естественного отбора (1889).

Свое учение Ч. Дарвин изложил в трудах: "Происхождение видов путем естественного отбора, или сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь" (1859), "Изменение животных и растений под влиянием одомашнений" (1868), "Происхождение человека и половой отбор" (1871).

Эксперименты по проверке положений дарвинизма в прошлом столетии подтвердили верность дарвиновского механизма эволюции. Важное значение для превращения гипотезы Дарвина в теорию имели работы Г. Бампаса по биометрической обработке окоченевших во время бури воробьев (1898), В. Уэлдона по изучению крабов бухты Плимута (1878), Е. Б. Паультона (1898). Эксперименты по проверке действия естественного отбора продолжались и в XX веке: А. Р. Чеснола (опыты с богомолами, 1904), П. Эрлих (исследование полиморфизма ужей озера Эри, 1966), В. Кеттлуэлл (изучение индустриального меланизма березовой пяденицы, 1966), Ф. Шеппард (эксперименты с моллюском цепея,1970).

Теперь дарвинизм стал теорией. Эта теория хорошо разработана, экспериментально проверена и подтверждена. Она постоянно совершенствуется и соответствует обнаруженным фактам, удовлетворительно их объясняет.

Современный дарвинизм часто называют неодарвинизмом, синтетической теорией эволюции (СТЭ). Правильнее называть науку, изучающую процесс эволюции органического мира, эволюционной теорией.

Биология сегодня представляет собой сложную, очень дифференцированную науку, изучающую сущность и закономерности биологической формы движения материи. Отдельные биологические науки различаются как объектами исследований, так и комплексом изучаемых проблем. Многие проблемы, исследуемые специальными науками, имеют общебиологическое значение, но ни одна наука не может заменить дарвинизм — эволюционную теорию.

Как и всякая наука, эволюционизм имеет свой объект и предмет исследования, свои методы исследования, свои цели и задачи. Объект исследования эволюционизма: организмы, популяции, виды. Предмет изучения эволюционизма — процесс эволюции живой природы.

Методы эволюционизма.

1. *Описательный метод.* Основа этого метода — наблюдение. Долгое время этот метод был в эволюционизме основным. Это самый старый метод. Он широко применялся Ч. Дарвином и другими учеными XIX века. Применяется описательный метод и в наше время. Однако он не позволяет приникнуть вглубь явления.

2. *Сравнительный метод.* Этот метод оказался плодотворным в решении

многих проблем эволюционизма. С помощью этого метода были получены сведения, позволившие заложить в XVIII веке основы систематики (К. Линней), а в XIX веке сформулировать клеточную теорию (Т. Шванн) и создать учение об основных типах развития организмов (К. Бэр).

Сравнение дает возможность найти закономерности, общие для разных явлений. В современной биологии нельзя провести строгую границу между этими двумя методами исследования.

3. *Экспериментальный метод.* Впервые теоретическое обоснование этому методу дал английский философ Френсис Бэкон (1561—1626). По Бэкону, эксперимент — это одна из основ познания природы. Эксперимент — латинское слово, обозначающее проверку, опыт. Этот метод позволяет активно изучать то или иное явление. В отличие от описания и сравнения, основу которых составляет наблюдение, эксперимент позволяет изучать явление глубже, не только то, что бросается в глаза, но и то, что скрыто в объекте, явлении. Эксперимент позволяет изучать явление целенаправленно, воссоздавать его. В ходе эксперимента исследователь искусственно создает ситуацию, помогающую выявить глубже лежащие свойства биологических объектов. Эксперимент позволяет выяснить причины возникновения явления.

4. *Статистический метод.* Количественный анализ явлений жизни начали применять недавно. Родственник Ч. Дарвина — Ф. Гальтон - разработал основы новой науки, названной им биометрикой (биометрией) в 1889 г. Позже она переросла в биологическую статистику, которая широко применяется ныне при изучении биологических совокупностей, для выявления закономерностей изменчивости разнообразных явлений.

Статистический метод необходим для извлечения исчерпывающей информации о типичных объектах, их разнообразии, системах биологических взаимодействий и взаимоотношений, влиянии различных факторов на биологические объекты.

5. *Исторический метод.* Этот метод был применен впервые Ч. Дарвином. Сущность исторического метода заключается в том, что биологические объекты и явления рассматриваются в историческом аспекте: как возникли, развивались и исчезли в связи с конкретными условиями. Исторический метод превратил биологию из науки чисто описательной в науку объясняющую. С введением этого метода в биологии произошли конкретные качественные изменения. Благодаря этому методу, биология стала в XIX веке наукой о процессах. В наше время исторический метод стал всеобщей основой изучения явлений жизни на всех уровнях организации живой природы.

При изучении эволюционных процессов в живой природе применяются также методы других наук.

Задачи эволюционной теории.

1. Изучение проблемы происхождения жизни на Земле.
2. Изучение причин эволюции.
3. Изучение закономерностей исторического развития живой материи.
4. Изучение развития царств живой природы.
5. Изучение происхождения человека.

6. Прогнозирование эволюционных, микроэволюционных процессов.

7.Разработка способов научного управления микроэволюционными процессами.

Значение эволюционной теории.

1. Эволюционная теория - наука об органической эволюции. Она представляет собой теоретическую основу биологии: современная биология воспринимает эволюционную теорию в качестве руководящего принципа. "В биологии ничего не имеет смысла как в свете эволюции" (Добжанский). Эрнст Майр: "Нет такой области в биологии, где теория эволюции не служила бы организующим принципом".

Благодаря эволюционной теории, биология превратилась из кладовой фактов в подлинную науку, способную познать причинные связи между явлениями.

2. Эволюционная теория — основа селекции. Она также широко используется в решении медицинских проблем.

3. Эволюционная теория важна для понимания людьми процессов в природе, при организации и проведении природоохранных мероприятий. Стремительное изменение окружающей человека природы, вызванное его деятельностью, поставило проблему сохранения самой жизни на Земле. Теперь, когда осознано, что любым мероприятиям по освоению природных систем должно предшествовать экологическое обоснование, человечеству придется осознать и необходимость эволюционного анализа последствий вмешательства человека в природные объекты и процессы (смена биотопов, биоценозов, изменение состава биоценозов, изменение генофонда популяций).

Изучение микроэволюционных процессов выявило значение минимальных численностей популяций. Оказалось, что сохранение числа особей в популяции менее определенного — минимального — числа, неизбежно ведет к вымиранию популяции из-за близкородственного спаривания.

4. Эволюционная теория важна для выяснения причин устойчивости организмов против пестицидов.

5. Современное представление об эволюции живого позволяет улучшить генетико-селекционную работу по созданию новых пород и сортов.

РАЗДЕЛ I. ДОКАЗАТЕЛЬСТВА ЭВОЛЮЦИИ

Глава 1. Палеонтологические доказательства эволюции

Глава 2. Биогеографические доказательства эволюции

Глава 3. Эмбриологические доказательства эволюции

Глава 4. Сравнительно-анатомические доказательства эволюции

Глава 5. Искусственный отбор как доказательство эволюции

Глава 1. Палеонтологические доказательства Эволюции

1.1. Терминология

Актуализм *(лат. актуалис — действительный, настоящий)* — актуалистический метод, согласно которому геологические факторы, которые действуют ныне, определяли развитие природы в прошлом. Сущность актуализма — в афоризме "Современность — суть к познанию прошлого". Принцип, развитый Ч. Лайелем, оказал большое воздействие на Ч. Дарвина: под влиянием взглядов Лайеля Дарвин начал искать факторы эволюции среди обычных явлений природы и обнаружил естественный отбор.

Архей *(греч. архаиос — древний)* — архейская эра, древнейшая эра в геологической истории Земли. Она началась более 3500 млн. лет назад и длилась 1000 млн. лет.

Беннеттиты *(по имени англ. ботаника Беннетта)* — группа (порядок) ископаемых древовидных голосеменных растений, близких к современным саговниковым. Существовали с пермского по меловой период. Возможные предки цветковых растений.

Венд *(венды - название древнего славянского племени)* — эра криптозоя, которая предшествовала кембрию (650— 570 млн. лет назад).

Геохронология *(от греч. ге — земля, хронос — время, логос - учение)* — геологическое летосчисление, учение о хронологической последовательности формирования горных пород и их возрасте.

Геохронологическая шкала — шкала хронологической последовательности горных пород, их возраста и изменения флоры и фауны.

Голосеменные — пинофиты, гимноспермы, наиболее древний отдел семенных растений, у которых семенные зачатки (макроспорангии) и семена располагаются открыто на спорофиллах, а не в завязи, как у покрытосеменных растений.

Голоцен *(греч. голос — весь и каинос — новый)* — современная эпоха, современного — четвертичного периода нынешней кайнозойской эры, начался около 10 тыс. лет назад.

Девон *(по названию графства Девоншир в Англии)* — девонский период, четвертый период палеозойской эры, который начался около 400 млн. лет назад.

Кайнозой *(греч. каинос — новый и зое — жизнь)* — кайнозойская эра, новейшая эра в геологической истории Земли, которая началась 70—67 млн. лет назад.

Карбон *(лат. карбонис — уголь)* — каменноугольный период, первый период палеозойской эры. Начался около 350 млн. лет назад.

Кембрий *(по древнему названию провинции Уэльс)* — кембрийский период, пятый период палеозойской эры. Начался около 600 млн. лет назад.

Мамонт *(угро-фин. маа — земля и мутт — крот; это связано с представлением о подземном образе жизни мамонтов, поскольку их останки находили торчащими из земли)* — вымершие млекопитающие из семейства слоновых. Существовал в четвертичном периоде, во второй половине

плейстоцена в Евразии и Северной Америке. Вымер около 10 тыс. лет назад.

Мастодонты *(греч. мастос — сосок и одонтос — зуб)* — вымершие хоботные млекопитающие, существовавшие с палеогена до плейстоцена. Предшественники слонов. Имели сосцевидные зубы.

Мегаспорангий *(греч. мегас — большой, спора — семя и ангейон — сосуд}* — макроспорангий, орган, в котором у споровых и семенных растений образуются мегаспоры. Располагаются на мегаспорофиллах - видоизмененных листьях.

Мезозой *(греч. мезос — средний и зое — жизнь)* — мезозойская эра, средняя эра фанерозоя. Она следовала за палеозоем и предшествовала кайнозою. Началась около 230 млн. лет назад.

Мел — меловой период, третий период мезозоя, начавшийся 135 млн. лет назад.

Миоцен *(греч. меион — меньший и каинос — новый)* — ранняя эпоха неогена, начавшаяся около 25 млн. лет назад.

Неоген *(греч. неос — новый и геннао — рождаю)* — неогеновый период, второй период кайнозоя, начавшийся 25 млн. лет назад.

Олигоцен *(греч. олигос — малый, немногочисленный и каинос - новый)* — олигоценовая эпоха, верхнее подразделение палеогена. Начался около 40 млн. лет назад.

Ордовик *(по названию кельтского племени, обитавшего в Уэльсе)* — ордовикский период, второй период палеозоя, начавшийся около 500 млн. лет назад.

Палеоген *(греч. палаиос — древний и геннао — рождаю)*

— палеогеновый период, первый период кайнозойской эры, начавшийся около 70 млн. лет назад.

Палеозой *(греч. палаиос — древний и зое — жизнь)* — палеозойская эра, древнейшая эра фанерозоя. Началась около 600 млн. лет назад.

Палеонтологические ряды —филогенетические ряды ископаемых форм, ряды ископаемых родственных форм, которые отражают ход эволюции.

Палеоцен *(греч. палаиос — древний и каинос — новый)*

— палеоценовая эпоха палеогена, которая началась около 70 млн. лет назад.

Плейстоцен *(греч. плейстос — самый многочисленный и каинос — новый)* — плейстоценовая эпоха, первая эпоха четвертичного периода, которая началась около 2 млн. лет назад.

Плиоцен *(греч. плеион — большой и каинос — новый)* — плиоценовая эпоха, последняя эпоха неогенового периода, начавшаяся около 10 млн. лет назад.

Прогимноспермы *(греч. про - перед и гимносперме*

— голосеменные) — предки голосеменных.

Протерозой *(греч. протерос — более ранний и зое — жизнь)* — протерозойская эра, вторая эра в геологической истории Земли, которая началась около 2500 млн. лет назад.

Саговники *(малайск. саго — крупа саговой пальмы)* — класс голосеменных растений, внешне похожих на пальмы. Появились в карбоне. Синоним — цикадовые.

Семенной зачаток — семязачаток, зачаток семени, структура, из которой у

семенных растений, обычно после оплодотворения, развивается семя. В центральной части семязачатка, в нуцеллусе (мегаспорангии), формируются мегаспоры, одна из которых дает женский гаметофит (заросток). Неточное название — семяпочка.

Семенные папоротники — птеридоспермовые, класс ископаемых голосеменных растений. Появились в девоне. Произошли от разноспоровых папоротников. Вымерли в мелу. Вероятные предки цикадовых, беннеттитовых и хвойных.

Семя — зародышевая стадия семенных растений, орган размножения, расселения и переживания неблагоприятных условий жизни у семенных растений. Это развившийся после оплодотворения семязачаток, содержащий зародыш спорофита, ткани с запасными питательными веществами, семядоли (у двудольных).

Силур *(силуры — название кельтского племени, обитавшего в Уэльсе)* — силурийский период, третий период палеозойской эры, который начался около 440 млн. лет назад.

Стела *(греч. стеле — столб)* — совокупность проводящих и механических тканей осевых органов высших растений, окруженных первичной корой: перицикл + флоэма + + ксилема + сердцевина (осевой цилиндр).

Стробил *(греч. стробилос — шишка)* — орган размножения плауновидных, хвощей, голосеменных, видоизмененный укороченный побег, который несет споролистики (спорофиллы) - видоизмененные листья, на которых развиваются спорангии.

Трахеиды *(греч. трахеиа — дыхательное горло и еидос — вид)* - удлиненные, с заостренными концами и одревесневшими оболочками мертвые клетки ксилемы (древесины) растений. Выполняют проводящую и механическую функцию. Сообщаются между собой через окаймленные поры.

Третичный период — палеоген + неоген.

Триас *(греч. триас — троица)* — триасовый период, первый период мезозойской эры, которая началась около 230 млн. лет назад.

Униформизм *(лат. униформис — однообразный)* — концепция, согласно которой геологические факторы в течение всей геологической истории Земли были неизменны и одинаковой интенсивности.

Фанерозой *(греч. фанерос — явный, очевидный и зое — жизнь)* — новейший зон в геологической истории Земли, который начался кембрием около 600 млн. лет назад.

Фауна *(лат. Фауна — богиня полей, лесов, покровительница стад)* — эволюционно сложившаяся совокупность всех видов животных, обитающих на определенной территории.

Филогенетический ряд - палеонтологический ряд.

Флора *(лат. Флора — богиня цветов и весны)* — эволюционно сложившаяся совокупность всех видов растений на определенной территории.

Хвойные — класс голосеменных растений, которые имеют игловидные листья — хвою.

Цикадовые — то же самое, что и саговники.

Эон *(греч. аион — эра, эпоха)* — самое большое подразделение

геологической истории Земли (криптозой, фане-розой).

Эоцен *(греч. эос — утренняя заря и каинос — новый)* — средняя эпоха палеогена, которая началась около 50 млн. лет назад.

Эпоха *(греч. эпохе)—часть* геологического периода. Эра *(лат. аэре)* — подразделение зона. Эры криптозоя: архей, протерозой, венд. Эры фанерозоя: палеозой, мезозой, кайнозой.

Эустела *(греч. эу — истинно и стеле — столп)* — эвсте-ла, наиболее совершенный тип стелы, центральный цилиндр голосеменных и большинства двудольных цветковых растений.

Четвертичный период - последний период кайнозойской эры. Состоит из плейстоцена и голоцена. Начался около 2 млн. лет назад.

Юра *(по названию гор в Швейцарии и Франции)* — юрский период, второй период мезозойской эры. Начался около 190 млн. лет назад.

1.2. Хронография

Окаменелости были известны Геродоту, Аристотелю,
Теофрасту.

1705 г. Р. Гук указал, что окаменелости представляют собой вымершие виды организмов.

1788 г. Дж. Хеттон (Геттон) в "Теории земли" выдвинул концепцию актуализма.

1794 г. У. Смит обосновал определение относительного возраста геологических пластов по окаменелостям беспозвоночных и составил первую геологическую карту.

1802 г. Плейфер опубликовал "Иллюстрацию хеттоновской теории Земли", в которой были приведены новые примеры и объяснения актуализма.

1808 г. Жорж Кювье впервые начал читать курс "История ископаемых". В период с 1798 по 1830 гг. Кювье создает палеонтологию позвоночных. Кювье установил такие палеонтологические закономерности: I. Существовала смена органических форм во времени. 2. При переходе от древних геологических отложений к более молодым возрастает сходство вымерших животных с современными видами. 3. По мере хода геологического времени наблюдалось повышение организации позвоночных.

1809 г. Ламарк писал, что все процессы на Земле протекают медленно.

1822 г. Де Бленвиль впервые употребил термин "палеонтология", до этого употреблялся термин "петроматогнозия".

1815-1822 гг. Ж. Б. Ламарк издал 7-томную "Естественную историю беспозвоночных животных" и стал основателем палеонтологии беспозвоночных.

1830-1833 гг. Чарльз Лайель в "Основах геологии" обстоятельно, в качестве метода, изложил принцип актуализма.

1853 г. А. Пикте в курсе палеонтологии приводит такие "законы палеонтологии": 1. Различия между вымершими и современными животными тем больше, чем древнее вымершие формы. 2. Порядок появления типов животных напоминает порядок появления эмбриональных стадий. 3. Вымершие животные

построены по тому же плану, что и современные.

1.3. Дарвин и палеонтология

Палеонтология — наука об окаменелостях. Термином "окаменелости" обозначают не только кости, раковины, зубы и другие сохранившиеся твердые части организмов, но и следы, и отпечатки. *Окаменение* — это процесс замещения мягких тканей минеральными веществами. Замещающими минералами могут быть пирит, кварц, углекислый кальций. Твердые части разрушаются более медленно. Они замещаются кремнеземом из окружающих растворов, образуя окаменелости. Иногда в горной породе остается полость, соответствующая форме организма. Со временем она заполняется илом или песком и затвердевает. Так возникает отпечаток. Чем тонкозернистее осадок, тем детальнее отпечаток. Лучше сохраняются остатки в водных бассейнах, особенно в дельтах рек, где организмы после гибели покрываются осадком, который предохраняет их от полного разрушения. Организмы могут быть заморожены в почве или во льду (мамонт). Насекомые сохраняются в янтаре — ископаемой смоле хвойных. В других случаях организмы медленно обугливаются и оставляют подобие типографического оттиска на породе.

Вероятность сохранения и фоссилизации очень мала. Яркий пример этому дает вымирание бизонов в Северной Америке. В местностях, где эти животные обитали в начале века, находили многочисленные их скелеты. Но через 20 лет от их многочисленных остатков, покрывавших землю, ничего не осталось. По ископаемым остаткам палеонтологи восстанавливают внешний вид и строение организмов.

Все палеонтологи отмечают влияние Дарвина на палеонтологию. Известно и влияние палеонтологических исследований на Дарвина. Поэтому вызывают удивление такие строчки из автобиографии Ч.Дарвина: "В течение второго года моего пребывания в Эдинбурге я посещал лекции профессора Джемсона по геологии и зоологии. Но они были невероятно скучны. Единственным результатом того впечатления, которое они произвели на меня, было решение никогда, пока я буду жив, не читать книг по геологии и вообще не заниматься этой наукой".

Тем не менее Дарвин коллекционировал камни, жуков и считал, что каждый джентльмен должен становиться орнитологом. Только в 1831 году профессор Генсло убедил Дарвина приступить к изучению геологии. Профессор Седж-вик в это время решил продолжить геологические исследования древних пород Северного Уэльса, и Генсло попросил Седжвика разрешить Дарвину сопровождать его. Адам Седжвик был профессором Кембриджского университета. Он установил кембрийский период, выделил девонский период. Экскурсии Дарвина с Седжвиком в августе 1831 г. возродили интерес Дарвина к геологии, подготовили его к геологическим исследованиям, которые он проводил во время своего кругосветного путешествия. На Дарвина глубокое впечатление произвело открытие в пампасской формации больших ископаемых животных, покрытых панцирем (броненосцы), ископаемых ленивцев, вымерших копытных.

Свои эволюционистские достижения Дарвин связывал с "Основами геологии" Ч.Лайеля. Ч.Дарвин взял первый том "Основ" в кругосветное плавание, а второй — заказал переслать (и получил его в октябре 1832 г.) в Монтевидео.

Две главы "Происхождения видов" (10-я и 11-я) Дарвин посвятил геологии и палеонтологии. Дарвин уезжал в путешествие охотником и натуралистом, а вернулся палеонтологом и эволюционистом. С эволюцией во времени Дарвин и познакомился благодаря палеонтологическим исследованиям.

Палеонтологические доказательства эволюции наиболее объективные. Данные об ископаемых организмах служат непосредственной основой для изучения биологической истории Земли. Палеонтология дает несомненные факты эволюции органического мира, его развития. Без палеонтологических данных эволюция не была бы общепризнанным фактом и была бы только гипотезой. Палеонтологическая летопись дает информацию по таким вопросам: 1.0 возрастании видового разнообразия. 2. О филогенетических связях между крупными таксонами. 3. О времени появления главных адаптации. 4. О скорости эволюции. 5. О направлении эволюции.

Палеонтологические доказательства - это: геохронологическая шкала, палеонтологические ряды, промежуточные ископаемые формы.

1.4. Определение возраста ископаемых остатков

Определение абсолютного возраста ископаемых остатков по предложению П. Кюри и Э. Резерфорда производится по количеству продуктов распада радиоактивных элементов. Распад их происходит с постоянной скоростью при любых условиях. За 100 млн. лет от 1 кг урана остается 985 г и образуется 13 г свинца и 42 г гелия. Поэтому, определив содержание свинца в пробе породы, определяют ее геологический возраст.

Возраст пород и останков определяют и с помощью радиоактивного изотопа углерода ('"С). С момента смерти организма концентрация i'*С в тканях трупа убывает: каждые 5360 лет его концентрация уменьшается вдвое из-за радиоактивного распада.

Для определения абсолютного возраста ископаемых остатков человека и его предков используют коллагеновый метод. Ископаемый костный материал содержит минеральные компоненты и белок коллаген, разрушающийся чрезвычайно медленно. Чем меньше коллагена содержится в образце, тем более велика его древность.

1.5. Деление истории Земли на зоны, эры, периоды

Всю историю живой природы на Земле делят на два эона. Первый зон - **криптозой** *(греч. криптос - тайный,скрытный и зое — жизнь)* начался около 4 млрд. лет назад. Он включает такие эры: архей (4—2,5 млрд. лет назад), протерозой (2500—690 млн. лет назад) и венд (690-570 млн. лет назад). Протерозой делят на карельскую эру (2500-1650 млн. лет назад) и рифей (1650-690 млн. лет

назад). Венд длился около ста миллионов лет (690—570 млн. лет назад).

Второй эон - **фанерозой** *(греч. фанерос — явный)* начался 570 млн. лет назад. Фанерозой включает три эры: палеозойскую, мезозойскую и кайнозойскую. Палеозойская эра разделена на 6 периодов: кембрий, ордовик, силур, девон, карбон, пермь. Мезозойская эра разделена на 3 периода: триас, юра, мел. Кайнозойская эра разделена на 3 периода: палеоген, неоген, четвертичный.

1.6. Смена флор и фаун (краткая история жизни на Земле)

Число известных ископаемых видов равно примерно 130 тысячам. Допускают, что в фанерозое существовало около 1,5 млрд. видов. При таких предположениях количество обнаруженных ископаемых видов составляет около 0,01 % их общего числа. Данные об ископаемых организмах служат непосредственной основой для изучения биологической истории Земли. Объем информации об организмах прошлого достаточен для выявления высоких таксономических категорий (типов, классов). Хотя палеонтологическая летопись мало что добавляет к пониманию основного механизма эволюции, она служит единственным источником данных об эволюции органического мира на Земле. Палеонтологические данные позволяют воссоздать стройную картину эволюции форм жизни, т. к. в слоях различного возраста наблюдается закономерная смена одних ископаемых групп, семейств, родов, видов другими.

В архее (4—2,5 млрд. лет назад) зародилась жизнь на Земле. Появились бактерии и цианобактерии (цианеи, сине-зеленые водоросли).

В протерозое, начавшемся 2500 млн. лет назад, появились ядерные организмы. Позже появились одноклеточные и многоклеточные растения и животные. В протерозое появились все группы беспозвоночных.

В венде, начавшемся 690 млн. лет назад, многочисленными были кишечнополостные, членистоногие, иглокожие. Фанерозой начался палеозойской эрой, кембрийским периодом 600—570 млн. лет назад. В этот период появились высшие растения, первичные хордовые, процветали различные беспозвоночные. Ордовикский период начался 500—490 млн. лет назад. В ордовике появились первичные бесчелюстные (предки круглоротых), растения вышли на сушу. Силурийский период начался 440—435 млн. лет назад. В силуре появились плакодермы (панцирные рыбы), давшие хрящевых акулообразных рыб и акантод — предков кистеперых, двоякодышаших и костистых рыб. В силуре беспозвоночные вышли на сушу (пауки, скорпионы, перипатусы). Девонский период начался 400 млн. лет назад. В девоне появились первые леса из папоротников и плаунов, появились предки хвощей и голосеменных, появились семенные папоротники. Каменноугольный период начался 345 млн. лет назад. Это время расцвета каменноугольных лесов, расцвета амфибий, появления летающих насекомых, рептилий и зверорептилий. Пермский период начался 280 млн. лет назад. В перми произошло распространение голосеменных и рептилий, развивались звероящеры.

Мезозойская эра началась 230 млн. лет назад триасовым периодом, в котором господствовали среди растений голосеменные, а среди животных — рептилии. В триасе появились динозавры и предки млекопитающих. Юрский

период начался 195 млн. лет назад. В этот период появились цветковые растения и птицы, это время господства рептилий на суше, в воде и в воздухе. Меловой период начался 135 млн. лет назад. Это время расцвета цветковых, насекомых. В этот период появились высшие млекопитающие и настоящие птицы. В конце мела большинство рептилий вымирает, в том числе вымирают и динозавры.

Кайнозойская эра началась 67 млн. лет назад палеогеновым периодом. Палеоген включает в себя такие эпохи: палеоцен, эоцен, олигоцен. Это время господства цветковых растений, насекомых и птиц, расцвета млекопитающих. В этот период появились приматы. Неогеновый период начался 25 млн. лет назад. Неоген включает в себя такие эпохи: миоцен, плиоцен. В неогене сформировалась современная флора, произошла интенсивная дивергенция приматов, появились австралопитеки. Четвертичный период начался около 2 млн. лет назад. Он включает такие эпохи: голоцен, плейстоцен. Это время человека умелого, прямостоящего, неандертальцев и современного человека. Поэтому этот период иногда называют антропогеном.

1.7. Палеонтологические (филогенетические) ряды ископаемых форм

В "Происхождении видов" Ч. Дарвин писал о неполноте палеонтологической летописи. Спустя почти 150 лет после этого положение не изменилось: неполнота палеонтологической летописи осталась объективной реальностью. Но еще при жизни Дарвина появились сообщения об открытии рядов ископаемых форм — рядов постепенно изменяющихся в процессе эволюции групп особей, отражающих ход филогенеза организмов в течение значительных отрезков геологического времени.

Палеонтологические ряды описаны у моллюсков пла-норбисов (Гильгендорф, 1866), аммонитов (Вааген, 1869), палюдин (Неймайр, 1875).

Палеонтологические ряды реконструируются на основании анализа отдельных, чаще разрозненных находок. Очень редко и только при очень благоприятных условиях в одном и том же месте сохраняются в ископаемом состоянии группы вымерших организмов за значительный период геологического времени. Гильгендорф описал палеонтологический ряд брюхоногих моллюсков из миоценовых отложений, накапливавшихся в течение двух миллионов лет в озерных отложениях Штейнгеймского бассейна (Вюртемберг, Германия). Было обнаружено в последовательных слоях 29 различающихся форм планорбисов. Древнейшие члены ряда имели раковину в виде плоской спирали, а поздние — в виде турбоспирали. Ряд имел два ответвления. Предполагается, что изменения в форме раковины вызваны повышением температуры и увеличением содержания углекислой извести вследствие появления горячих вулканических источников.

Вюртенбергер в "Этюдах по филогении аммонитов" (1873) показал, что некоторые из форм на протяжении значительных отрезков геологического времени дивергировали в ряды форм, члены которых все более удалялись от исходной формы. Неймайр (1875) описал палеонтологический ряд у палюдин (вивипарусов). В Славонии, в плиоценовых слоях возрастом около 9 млн. лет, были обнаружены мощные слои палюдин, причем в нижних слоях обнаружены

раковины одного вида, в верхних — дочернего, а между ними оказалось много (8) промежуточных форм.

В начале плиоцена в юго-восточной Европе существовали слабо солоноватые большие озера. Они постепенно опреснялись. В этих опреснившихся озерах и происходило постепенное преобразование вивипарусов, а также битиний, неритин, унио — представителей различных родов моллюсков. На раковине формировались бугорки и ребра, появлялись утолщения устья раковины. Дарвин после ознакомления с работой Неймайра о палюдинах Славонии писал ему: "Это, по-моему, превосходная работа".

Описан палеонтологический ряд лошадей, слонов, носорогов. Историю лошадей изучали: В. О. Ковалевский, Марш, Мэтью, Симпсон. Оказалось, что в течение кайнозоя существовал ряд форм, сменявших друг друга: эогиппус, орогиппус, эпигиппус (эоцен), мезогиппус, миогиппус (олигоцен), парагиппус, меригиппус (миоцен), плиогиппус (плиоцен), лошадь (плейстоцен). В этом ряду шло увеличение размеров тела, удлинение и выпрямление конечностей, редукция боковых пальцев (от II и IV пальцев сохранились рудименты — грифельные косточки), уменьшение клыков, усложнение жевательной поверхности коренных зубов, появился постоянный рост зубов.

В 1981 году появилась работа П. Уильямсона по эволюции моллюсков в кайнозое в озере Тукана (Кения). Виды в этом озере существуют в течение 2—3 млн. лет. В ста слоях осадочных пород, прослоенных вулканическими туфами, было добыто и биометрически изучено 3700 раковин. Оказалось, что в периоды пересыхания озера у моллюсков наблюдалась сильная морфологическая изменчивость, на базе которой быстро — в течение 5— 50 тыс. лет — формировались новые виды. Изучено 13 филумов. Уильямсон ни в одном из них не отметил постепенного перехода. Академик Л. П. Татаринов, после ревизии данных Уильямсона, показал, что в ряде случаев старые и новые виды соединены полной серией переходных форм.

1.8. Ископаемые переходные формы

Ископаемые переходные формы — это формы организмов. сочетающие признаки более древних и молодых групп организмов.

Семенные папоротники сочетали признаки папоротников и семенных растений (семена, сидящие на безлистых осях или листоподобных органах, имели мегаспоран-гий - семязачаток; прототип стробилы; эустелу; окаймленные поры на трахеидах).

Ихтиостеги — рыболягушки, подотряд вымерших земноводных (лабиринтодонтов), представляющие собой переходную форму между кистеперыми рыбами и амфибиями. Известны из верхнедевонских отложений Гренландии и Австралии. Ихтиостеги имели такие признаки рыб:

1.Тело обтекаемой формы. 2. Имелся рудиментарный хвостовой плавник. 3. Органы боковой линии на черепе, как у рыб, заключены в костные каналы. 4. Сходное строение позвонков. 5. В черепе сохранились рудиментарные кости жаберных крышек. 6. Ноздри, как у двоякодышаших рыб, смещены к краю рта.

Признаки амфибий: имеются плечевой, тазовый пояса и грудная клетка, в конечностях имеются сходные кости.

Зверообразные рептилии — звероящеры, вымершие рептилии (синапсиды, тероморфы), сочетали признаки рептилий и зверей. Они были широко распространены в перми и триасе. Обособились от котилозавров в карбоне. В верхнем карбоне и перми преобладали примитивные звероящеры (пеликозавры). В верхней перми - триасе — преобладали терапсиды. Звероящеры имели такие признаки млекопитающих: одна височная ямка, ограниченная снизу скуловой дугой; нёбо вторичное костное; клыки хорошо развиты; нёбные зубы; развита большая зубная кость; нижняя челюсть подвешена непосредственно к черепу, а не при помощи квадратной кости, как у рептилий. Это были хищники. Их потомки - териодонты. Обнаружены в Европе, Северной Америке, Африке.

Археоптерикс — промежуточная форма между птицами и рептилиями. Имела такие признаки птиц: тело покрыто перьями; маховые крылья крупные, асимметричные; кости конечностей частично полые; передние конечности — крылья, но с тремя пальцами.

Глава 2. Биогеографические доказательства эволюции

2.1. Терминология

Австралийское царство — австралийская биогеографическая область, Нотогея, биогеографическое подразделение суши Земли, в которое включают Австралию, Тасманию, Новую Зеландию, Новую Гвинею, Соломоновы о-ва.

Арктогея *(греч. арктос — север иге — земля)* — Голарктическое царство (Голарктика) — биогеографическое подразделение, которое охватывает почти все северное полушарие.

Биогеография *(греч. биос — жизнь + ге — земля и графа — пишу)* — наука, которая изучает закономерности географического распределения живых организмов и их сообществ, а также историю формирования флоры и фауны на отдельных территориях.

Биогеографическое районирование — разделение территории Земли на крупные регионы на основании различий в биоте. На суше выделяют такие царства:

Австралийское (Нотогея), Голарктическое (Арктогея), Антарктическое, царство Неогея и царство Палеогея. Наибольшие регионы называют царствами или геями. Их разделяют на биогеографические области, подобласти, провинции, округа. При выделении царств и биогеографических областей берут во внимание количество эндемичных форм различных таксономических категорий.

Биота *(греч. биоте — жизнь)* — исторически сложившаяся совокупность живых организмов, объединенных общей областью распространения.

Гаттерия — туатара, единственный современный представитель ящерогадов, или клювоголовых (мезозойская группа рептилий). Внешне напоминает ящерицу. Встречается на двух десятках островов в заливе Пленти, в проливе Кука (Новая Зеландия). Длина тела до 75 см. Череп имеет две височные дуги. Квадратная кость неподвижно сочленена с черепной коробкой. Между теменными костями имеется отверстие для теменного органа, строение которого напоминает строение глаза. Есть зубы на сошнике, как у амфибий. Барабанной полости и барабанной перепонки нет. Позвонки амфицельные (двояковогнутые), как у рыб и низших амфибий. Между телами позвонков сохраняется хорда. Под кожей на брюшной стороне тела имеются брюшные, не настоящие ребра (косточки кожного происхождения). Такие косточки у стегоцефалов образовывали брюшной панцирь. Половая зрелость наступает к 20 годам. Копулятивные органы отсутствуют. Для развития яйца требуется 12—15 месяцев. По хребту тянется киль из треугольных роговых пластинок. Поселяется в гнездовых норах буревестников. Активна ночью, при температуре 7,5—14° С. Питается насекомыми, моллюсками и т. д.

Геосинклиналь *(греч. ге — земля и синклиниаи — наклон)* — узкий, длинный, глубокий прогиб земной коры, возникающий на дне морского бассейна. На заключительной стадии развития он превращается в складчатую горную систему.

Гинкго *(япон., с кит. ин-гинг — серебристый абрикос)* — род листопадных голосеменных древесных растений. Единственный представитель мезозойского

семейства гинкговых в современной фауне. Двудомное дерево до 40 м высотой. Микрогаметы — сперматозоиды. Семена не имеют периода покоя. Их употребляют в пищу и применяют в медицине. Известны с перми, к концу мела вымерли. Растение устойчиво к задымлению воздуха, грибковым и вирусным заболеваниям, редко повреждается насекомыми. В Японии садят около храмов.

Голарктика *(греч. голос — весь и арктикос - север)* — биогеографическое подразделение, которое охватывает внетропическую часть Северного полушария (царство Арктогея). Включает Палеарктику (Восточное полушарие) и Неоарктику (Западное полушарие).

Голантарктика *(греч. голос — весь и антарктикос — расположенный против Арктики)* — Голантарктическое царство. Охватывает южную часть Южной Америки, Огненную Землю, о-ва Хуан-Фернандес, Кергелен и др. субантарктические о-ва.

Гондвана *(название исторической области в Центральной Индии, где обитают гонды — древние народы)* — название, которое Э. Зюсс дал гипотетическому материку, существовавшему в палеозое и частично в мезозое в Южном полушарии Земли. В состав Гондваны входили Южная Америка, Африка, Аравия, о. Мадагаскар, Австралия, Антарктида.

Дрейф генов *(голл. дрийвен — гнать, плавать)* — геологическая гипотеза мобилизма, предполагающая медленное (несколько сантиметров в год) перемещение материков в горизонтальном направлении. Предложена в 1912 г. Альфредом Венегером.

Капское царство *(англ. Cape - мыс Доброй Надежды)* — флористическое царство на юге Африки. Из 7 тыс. видов более половины - эндемики. Родина нарцисса, тюльпана, амариллиса, кливии и других декоративных растений.

Лавразия *(от названия Лаврентьевский — ныне Канадский - щит и Азия)* — гипотетический материк, который существовал в Северном полушарии во второй половине палеозоя - до середины мезозоя. Объединял в единый массив с\'ши Северную Америку и север Евразии. С середины мезозоя начался распад, приведший к образованию Северной и Полярной частей Атлантического океана.

Линия Уоллеса *(А. Р. Уоллес - английский ученый, зоогеограф, эволюционист, который обнаружил эту границу)*— граница между Индо-Малайским и Австралийским биогеографическими подразделениями. Она проходит между островами Бали и Ломбок и через Макасарский пролив между о. Калимантан (Борнео) и о. Сулавеси (Целебес). Ныне принято понятие "зона Уоллеса".

Неогея *(греч. неос - новый и ге — земля)* — неотропическое царство, биогеографическое подразделение, которое охватывает всю Центральную Америку, большую часть Южной и сопредельные острова.

Неотропика *(греч. неос — новый и тропикос — поворотный круг)* - неотропическое царство, неогея.

Неоэндемик *(греч. неос — новый и эндемос — местный)* — возникающий таксон, который не успел распространиться.

Нотогея *(греч. нотос — юг и ге — земля)* — австралийское царство.

Олигохеты *(греч. олигос — немногочисленный ихаэтос - щетинка)* — малощетинковые кольчатые черви (например, дождевой червь).

Палеогея *(греч. палаиос — древний и ге — земля)* — биогеографическое подразделение, которое включает Эфиопскую, Мадагаскарскую и Индо-Малайскую биогеографическую области.

Палеоэндемик *(греч. палаиос — древний и эндемос — местный)* - реликтовый таксон, остаток вымерших флор и фаун, имеющий ограниченный ареал.

Палеотропика *(греч. па.wиос — древний и тропикос — поворотный круг)* - палеотропическая флористическая область суши, которая охватывает тропические районы Африки и Евразии.

Пангея *(греч. пан — все иге— земля)* — гипотетический материк, существовавший в конце палеозоя и в начале мезозоя, который объединял все современные материки.

Реликты *(лат. реликтум — остаток)* — палеоэнде-мики, таксоны, сохранившиеся с прошлых эр и периодов.

Секвойядендрон — секвойядендрон гигантский, Мамонтове дерево, веллингтония. Однодомное вечнозеленое дерево — реликт мезозойской эры. Высота до 120 м, диаметр ствола до 14м, кора имеет толщину до 70 см. Живет около 4 тыс. лет., около 600 деревьев на западных склонах Сьерра-Невада (Калифорния), на высоте 1450—2500 м, около трех десятков рощ различной численности.

Таксой *(греч. таксис — порядок, размещение)* — конкретная совокупность организмов, имеющих общие признаки и общее происхождение.

Тетис *(греч. Тетис - богиня моря, дочка Пелея, мать Ахилла)* — название Э. Зюсса для системы морских бассейнов, существовавших в мезозое — начале кайнозоя между Лавразией и Гондваной. Тетис омывал С. Америку, Южную Европу, Южную Азию. К середине третичного периода Тетис сначала отделился от Тихого океана (после столкновения Индостана с материковой плитой Азии), а затем ограничилась его связь с Атлантическим океаном. В неогене на месте Тетиса образовался альпийско-гималайский горный пояс.

Фаунистическое районирование -разделение поверхности Земли на регионы, различающиеся фауной (составом и степенью ее эндемизма), историей развития фауны и расселения. Выделяют такие фаунистические царства: Арктогея (Голарктическая область), Палеогея (Эфиопская, Мадагаскарская, И ндо-Малайская области), Нотогея (Австралийская, Полинезийская, Новозеландская области), Неогея (Неотропическая область).

Филлодии *(греч. филлон — листок и еидос — вид)* — листоподобное расширение черешка, которое выполняет функции листовой пластинки частично или полностью редуцированной.

Флористическое районирование - разделение поверхности Земли на регионы, различающиеся флорой (составом и степенью ее эндемизма), историей развития флоры и расселения. Выделяют такие царства растений: Голарктическое, Палеотропическое, Неотропическое, Капское, Австралийское, Голантарктическое

2.2. Хронография

XV столетие — эпоха Великих географических открытий. 1492—1493 гг. Христофор Колумб (1451 — 1506) на каравеллах "Санта-Мария", "Пинта", "Нинья" пересек Атлантический океан и достиг о. Сан-Сальвадор 12.10.1492г. Ныне эта дата отмечается как день открытия Америки.

1497—1499 гг. Португальский мореплаватель Васко да Гама (1469—1524) открыл путь из Европы в Индию вокруг Африки.

1519-1521 г. Фернан Магеллан (1480-1521) совершил кругосветное плавание.

1620 г. Френсис Бэкон в "Новом органоне" отмечает сходство береговых линий Африки и Южной Америки.

1805 г. Александр Гумбольдт (1769—1859) издает "Географию растений".

1811 г. Было издано сочинение П. С. Палласа (1741— 1811) "Зоогеография россо-азиатика".

1823 г. И. Ф. Скоу описал состав различных флор и систематизировал их.

1831 г. 27 декабря - 1836 г. 2 октября. Ч. Дарвин совершил кругосветное путешествие на корабле "Бит". Во время путешествия Дарвин изучал геологию, растительный и животный мир о. Мадейры, Канарских о-вов, островов Зеленого Мыса, побережья Бразилии, побережья и пампасов Аргентины, Фольклендских о-вов. Огненной Земли, Чилийского побережья. Галапагосских о-вов. Новой Зеландии. Австралии, Тасмании, Кокосовых о-вов (о. Килинг), о. Маврикия, о. Реюньон, о. Святой Елены, о. Вознесения.

1843 г. А. Гумбольдт издает "Космос", в котором подчеркнул роль климатических условий в жизни растений.

1855 г. Альфред Рассел Уоллес (1823-1913) — один из основателей зоогеографии — пришел к выводу, что возникновение каждого вида географически и хронологически связано с очень близким предшествовавшим видом.

1855 г. Альфонс Декандоль издает "Географическую ботанику", в которой география растений излагается с учетом условий среды и геологической истории.

1858 г. Английский орнитолог П. Л. Склэтер на основании распространения птиц (воробьиных) разделил сушу на 6 зоогеографических областей: Палеарктическую, Эфиопскую, Индийскую, Австралийскую, Неоарктическую, Неотроническую.

1859 г. Ч. Дарвин издает "Происхождение видов путем естественного отбора".

2.3. Дарвин и биогеография

Распространение растений и животных в Южной Америке - первое, что натолкнуло Дарвина на мысль об эволюционном развитии живой природы. В первой же фразе "Происхождения видов" он пишет: "Путешествуя на корабле ее величества "Бигл" в качестве натуралиста, я был поражен некоторыми фактами, касающимися распределения органических существ в Южной Америке и геоло-

гическими отношениями между прежними и современными обитателями этого континента". Факты эти, по Дарвину, освещают происхождение видов, эту "тайну из тайн" того времени. Дарвин посвятил две главы (12-ю и 13-ю) географии организмов. Он был уверен, что современное распределение организмов не может быть объяснено разницей в физических условиях.

Ко времени завершения работы над "Происхождением видов", зоогеография и фитогеография достигли достаточно высокого уровня и дали Дарвину большое число убедительных фактов и выводов, подтверждающих историческое развитие живых организмов. В основе биогеографических представлений Дарвина лежит принцип монофилетического возникновения видов в каких-то географических центрах, откуда они расселялись по земному шару под влиянием увеличения численности, а также под воздействием различных внешних факторов. При этом растениям и животным приходилось преодолевать разнообразные преграды, которым Дарвин придавал важное значение. Дарвин раскрыл причины возникновения разорванных ареалов и показал огромное значение для дивергенции разных видов изоляции. Дарвин доказал непрерывность не только процесса расселения видов в пространстве, но и непрерывность исторического развития видов во времени. Тем самым под биогеографию был подведен прочный эволюционный фундамент, и она превратилась из эмпирической отрасли знания в подлинную науку Необходимо отметить, что именно зоогеография привела Дарвина и Уоллеса одновременно к эволюционному пониманию развития организмов.

2.4. Эндемики

Эндемики — специфическая составная часть какой-либо флоры, фауны. Формирование эндемиков происходит благодаря географической изоляции, климатическим условиям, эдафическим условиям. Различают *палеоэндемики* — реликтовые, исчезающие таксоны и *неоэндемики* — вновь возникающие таксоны. Эндемиками могут быть виды, роды, семейства, отряды. Обычно эндемики, кроме одной местности, нигде больше не встречаются. Так, гинкго и метасеквойя — эндемики Западного и Центрального Китая, секвойядендрон — эндемик Калифорнии, утконос - эндемик Австралии. Все это - палеоэндемики. В фауне и флоре озера Байкал около 75 % эндемиков (рачки-бокоплавы, трехветвистые турбеллярии, рыба омуль и т. д.). Эндемики обычны на океанических островах и в высокогорных районах.

Неоэндемики — это прогрессивные эндемики. Такие молодые таксономические образования обычны в флоре Арктики (они сформировались недавно, после оледенения), в Альпах (серии видов рода примула), на Кавказе (многочисленные виды примул, кампанулы). Неоэндемиком есть тетраплоидный вид растений дикантиум, возникший недавно из диплоидной формы на п-ове Индостан. Неоэндемиками есть черные и коричневые крысы на острове Вознесения, о которых писал Дарвин, мыши Пошиаво.

2.5. Галапагосские острова *(исп. галапаго — черепаха)*

Эти вулканического происхождения острова находятся в 1000 км от западного побережья Южной Америки. Они изучались Ч. Дарвином. В составе фауны и флоры Галапагосс имеется целый комплекс эндемиков. Из 108 встречающихся здесь видов птиц 82 вида эндемичны. Здесь было выявлено 15 видов гигантских сухопутных черепах: на каждом острове был свой вид. Из-за этих черепах острова и получили свое название - Черепашьи. Из рептилий здесь обитает морская ящерица-игуана. Из 48 видов обнаруженных здесь наземных моллюсков 41 вид - эндемики. На Галапагоссах открыто 13 видов вьюрков. Однако на Галапагоссах нет ни лягушек, ни жаб, хотя в лесах имеются места вполне пригодные для их обитания. Они не могут находиться в морской воде и поэтому не попали на эти острова.

2.6. Остров Святой Елены

Этот остров находится в южной части Атлантического океана, приблизительно в 1800 км от побережья Западной Африки. На острове совершенно отсутствуют сухопутные млекопитающие и обнаружен только один вид материковых птиц. Все сухопутные моллюски — эндемики. Из 129 видов жуков 128 — эндемики. Все эти жуки — долгоносики. Несмотря на эндемичность, все жуки имеют африканское происхождение.

2.7. Реликты

Реликты — это палеоэндемики. Они могут иметь широкое распространение и разорванный ареал. Так, платан западный распространен от Мексики до Канады, а восточный - от Балкан до Индокитая. Палеозойские реликты: кистеперая рыба латимерия (целакант), перипатус, лингула неопилина. Мезозойские реликты: гаттерия, мечехвост, двоякодышашая рыба цератод, яйцекладущие млекопитающие (проехидна, ехидна, утконос), сумчатые млекопитающие, хвойное растение араукария, гинкго, секвойя, секвойядендрон. Палеогеновые реликты: тупайи, долгопяты. лемуры, пчела медоносная.

Изучение реликтов имеет большое значение, так как позволяет строить обоснованные предположения об облике давно исчезнувших групп, их образе жизни.

2.8. Парадоксы в распространении организмов

Дарвину были известны многие факты в распространении организмов, которые невозможно объяснить только условиями существования. Так, он пишет, что ботаник Дж. Гукер доказал наличие одних и тех же растений на столь отдаленных пунктах, как Земля Кергулена, Новая Зеландия, Огненная Земля. Рыбы галаксиды населяют пресноводные водоемы Тасмании, Новой Зеландии,

Фольк-лендских о-вов, Южной Америки. Дарвин знал, что Новая Зеландия по эндемичным растениям близка к Южной Австралии, что есть сходство между флорой юго-западной части Австралии и мыса Доброй Надежды. "Это сходство, без сомнения, когда-нибудь будет объяснено", — писал Дарвин. Дарвин упоминает о предположениях Эдуарда Форбса о том, что все атлантические острова недавно были соединены с Европой или Африкой.

На Мадагаскаре и Сейшельских островах распространены типично индийские растения. Слоновая сухопутная черепаха обитала на Мадагаскаре, Сейшельских островах, атолле Альдабра. Их ближайшие родичи — черепахи на Галапагоссах. Мадагаскар в сотне миль от Африки, но флора и фауна его сходны с таковыми Индии, расположенной за тысячи километров. Индийская сирень есть в Индии и на Мадагаскаре. Яшерицы-игуаны встречаются на Мадагаскаре, Галапагоссах, о-вах Фиджи, Антильских островах, в Южной Америке. Гигантская птица Мадагаскара эпиорнис близка к птице моа Новой Зеландии. Почти во всех группах животных Мадагаскара есть формы, имеющие сходство с южноамериканскими формами. Мадагаскар-ская фауна имеет больше сходства с фауной Южной Америки, чем с фауной Африки: на Мадагаскаре нет слонов, зебр, жираф, антилоп, носорогов, буйволов, гиен, ядовитых змей. Неполнозубые живут в Южной Америке, но на Мадагаскаре обнаружен брадитерий — ископаемое неполнозубое животное. В Новой Зеландии 129 ролов и около 70 видов растений идентичны растениям Южной Америки. Пресноводная фауна Южной Америки и Африки имеют много общего.

2.9. История Пангеи, Гондваны, Лавразии

На протяжении палеозойской эры существовал южный материк Гондвана. Он включал в себя все нынешние южные материки: Южную Америку, Африку, Австралию, п-ов Индостан, Антарктиду. Северные материки в девоне соединились в северный сверхматерик — Лавразию. В конце палеозоя оба материка сблизились и образовали суперконтинент — Пангею. Пангея просуществовала весь пермский период и нижний триас. Но уже в пермско-триасское время Гондвана начала распадаться и раздвигаться. Место раскола отмечено ныне тремя ветвями подводного индоокеанского хребта. В конце триаса северный и южный сверхконтиненты начали расходиться. Между ними образовалось водное пространство - океан Тетис. Воды Тетиса омывали юг Северной Америки, юг Европы, юг Азии и север Гондваны. В конце триаса Гондвана под влиянием тектонических движений раскололась на части. Отделилась индо-мадагаскарская часть: Мозамбикский пролив существует более ста миллионов лет. Затем от Мадагаскара отделился Индостан и стал дрейфовать на север. Около 50 млн. лет назад Индо-станская плита столкнулась с южной частью материковой плиты Азии. В результате этого столкновения восточная часть Тетиса была смята Индостаном, а в месте столкновения начали вздыматься Гималаи. На месте расползавшихся - раздвигавшихся плит — осколков Гондваны начал формироваться Индийский океан.

Австралия оказалась обособленной от Африки, но с Ю. Америкой долго

существовала связь через Антарктиду. В конце юрского периода Ю. Америка начала отделяться от Африки: началось формирование южной части Атлантического океана. В конце мелового периода Ю. Америка полностью обособилась от Африки, сформировались южная и центральная части Атлантического океана. В начале кайнозойской эры Лавразия распалась на Северную Америку и Евразию. В эоцене произошло полное разделение С. Америки, Гренландии и Европы: сформировалась северная Атлантика.

Такой ход событий, приведший к современному расположению материков, имеет палеомагнитное, палеоклиматическое, палеонтологическое, геологическое подтверждение. В частности выявлено, что горы на западном побережье Африки и горы Сьерра в Ю. Америке сложены из одних и тех же пород, имеют один и тот же порядок расположения геологических слоев и те же полезные ископаемые. На о-вах Южной Атлантики есть породы материкового происхождения (это было известно и Дарвину). Они свидетельствуют о том, что эти острова не что иное, как обломки суши. То же самое относится к Сейшельским островам, о-ву Кергелену.

Эпоха существования Тетиса оставила много реликтовых форм с разорванным ареалом. Веслоносые (осетровые рыбы) в современной фауне представлены двумя видами: один вид в реках Китая, другой — в Миссисипи. Аллигаторы обитают только в реках юго-востока США и в реке Янцзы (Китай). Тюльпанное дерево и магнолии произрастают только в восточной субтропической части США, в Восточном Китае и в Японии. Аллигаторы и магнолии США и Китая - близкие виды. Они незначительно отличаются из-за дивергенции, произошедшей вследствие географической изоляции. Ареал чесночниц (амфибии) можно понять только исходя из предположения о существовании Лавразии. Чесночницы обнаружены в Мексике и южной части США, в Европе, Индии, Индокитае, Индонезии.

Существованием Гондваны можно объяснить такие биогеографические "загадки". В Южной Америке, Африке, Австралии есть ритиды (хищные наземные моллюски), общие формы скорпионов, ракообразных. Фауна оли-гохет Новой Зеландии имеет замечательное сходство с таковой Австралии, Индии, Мадагаскара, Африки, Ю. Америки. Перипатопсиды (первичнотрахейные, онихофоры) обнаружены в Ю.Америке, Южной Африке, Южной Австралии, на о. Тасмания, в Новой Зеландии. Веснянки (насекомые) эустенииды обитают в пресноводных водоемах восточной Австралии, Новой Зеландии и на западе Ю. Америки. Галаксиевые рыбы (о которых упоминал Дарвин) ныне обнаружены в Ю. Америке, на субарктических островах, на крайнем юге Африки, на Тасмании, на крайнем юге Австралии, в Новой Зеландии. Двухметровый дождевой червь мегасколидес обнаружен в Австралии, Индии и на Мадагаскаре.

2.10. Голарктическая биогеографическая область (Арктогея)

Геологические данные свидетельствуют: Северная Америка и Евразия длительное время — с девона (400 млн. лет назад) до эпохи эоцена — существовали в составе суперконтинента Лавразии. Полное отделение С. Америки, Гренландии и Европы началось в конце мелового периода. В этот же период образовалась и северная часть Атлантического океана. Большое влияние на перемешивание фауны оказывала Берингия (сухопутный мост между Азией и С. Америкой на месте нынешнего пролива Беринга; Берингия существовала еще 11 тыс. лет назад). В эпохи регрессий океана (высоких материков) оба континента соединялись сушей: при опускании моря на 46 м континенты соединялись сушей. Уровень океана понижался иногда на 200 м.

Неудивительно, что сейчас, несмотря на то, что Европа отделена от С. Америки Атлантическим океаном, а Азия — Беринговым проливом, флора и фауна этих континентов необычайно сходные. Палеарктика (Восточное полушарие) и Неоарктика (Западное полушарие) имеют 5 тыс. общих наземных видов животных (из них 19 видов млекопитающих). Так, в Евразии и в С. Америке водится белый медведь, северный олень, песец, полярная сова, белая куропатка, пеструшки-лемминги, волк, рысь, горностай. Многие формы представлены на обоих континентах близкими видами или подвидами: зайцы, лисицы, лоси, куницы, росомахи, бурундуки, сурки. В Голарктике много викарирующих видов: порка европейская и порка американская, европейский и американский соболь, европейский и американский бобр, бурый европейский и американский бурый медведь.

Наблюдается и большое сходство в растительном мире Палеарктики и Неарктики. Так, в Европе и С. Америке растут клены, платаны, ясени, сосны, ели. Флора Голарктики имеет такие эндемичные группы высших растений: Ивовые, Березовые, Ореховые, Лютиковые, Буковые, Крестоцветные, Маревые. Среди животных эндемиками есть: бобры, кроты, тушканчики, тетеревиные, гагары, осетровые, лососевые, щуковые, олени, быки, овцы, козы, скворцы, сороки, колюшковые, чистиковые.

2.11. История формирования Австралийской биогеографической области (Нотогеи)

Своеобразна древняя биота этой области.

1. Поражает своей древностью флора. В ней присутствуют древовидные папоротникообразные (300 видов), древние голосеменные (саговники), древние хвойные (араукария, дизельма).

2. Флора отличается высокой степенью эндемизма:

около 75 % видов — эндемики (эвкалипты, филлодиевые акации).

3. Фауна также характеризуется исключительно глубоким эндемизмом: это единственная область, в которой эндемизм достигает уровня подкласса. Подкласс Первозвери (клоачные — яйцекладущие млекопитающие), отряд однопроходных представлен утконосом, ехидной, проехидной.

4. Очень разнообразна другая древняя группа млекопитающих из подкласса Сумчатые, отряда сумчатые. Австралию часто называют "страной сумчатых", потому что здесь обнаружено около 50 родов (160 видов) сумчатых: коала, 55 видов (17 родов) кенгуру, сумчатые белки, сумчатые кроты, сумчатые волки, сумчатый тушканчик, сумчатые крысы, сумчатые муравьеды.

5. В фауне птиц — эндемизм на уровне семейств: казуары, эму, сорные куры, птицы-лиры, райские птицы, киви-киви.

6. В этой области сохранился представитель вымершего отряда рептилий — клювоголовых (гаттерия).

7. В восточных реках Австралии сохранилась дво-якодышащая рыба рогозуб (неоцератод) - форма, родственная формам из триасового периода.

Своеобразие австралийской биоты сложилось, в соответствии сданными геологии и палеонтологии, вследствие фрагментации Гондваны в начале мезозоя. Австралия долгое время входила в состав Восточной Гондваны. О древних гондванских связях говорят такие факты:

1. Растения семейства цикадовые имеются в Австралии и Ю. Африке.

2. Растения с-ва рестионацевые, помимо Австралии, широко представлены в Капском царстве, Индо-Малаи-ской, Мадагаскарской областях, в Неотропике.

3. Растения с-ва протеацевые встречаются еще в капской и неотропической флоре.

4. Росянки Дрозера многочисленны только в неотропической, австралийской и капской флоре.

5. Дождевые черви Мегасколидес обнаружены в Австралии, Индии, Мадагаскаре.

6. Первичнотрахейные (онихофоры) обнаружены в Ю. Африке, Ю. Австралии, Ю. Америке, Новой Зеландии.

7. Двоякодышащие рыбы из отряда рогозубообразных обитают в Ю. Америке, Ю. Африке и на востоке Австралии.

8. Рыбы галаксиды обитают в Ю. Америке, на юге Африки. на юге Австралии.

9. Бесхвостые амфибии свистуны найдены в Неотропике, на юге Африки и Австралии.

В триасе Австралия вместе с Антарктидой отделилась от Африки. Связь Австралии с Ю. Америкой сохранялась через Антарктиду. Именно поэтому южный бук (нотофагус) растет в Новой Зеландии, в Восточной Австралии, на субантарктических о-вах, в Патагонских Андах. Араукария представлена двумя видами на юге Америки, тремя — на субантарктических о-вах, двумя — в Австралии. Связь Австралии с Ю. Америкой подтверждается также наличием сходных жаб в Австралии (пустынные жабы) и в Ю. Америке (парадоксальные жабы).

Отсутствие плацентарных млекопитающих и многообразие сумчатых млекопитающих объясняется тем, что отделение Австралии от Гондваны произошло после того, как яйцекладущие и сумчатые попали в Австралию. Высшие млекопитающие или еще не развились, или не расселились на этот участок суши. Сумчатые в полной изоляции развивались в течение многих миллионов лет и проделали параллельный плацентарным путь эволюции. Дрейфом материков

объясняется также тот факт, что пролив, разделяющий острова Бали и Ломбок (в Индонезии), имеющий ширину 36 км, разделяет флору и фауну, различающуюся сильнее, чем флора и фауна Англии и Японии. Только в миоцене-плиоцене Австралия достигла тропиков и ее биота оказалась рядом с биотой Индо-Малайской области.

Глава 3. Эмбриологические доказательства эволюции

3.1. Терминология

Акцелерация *(лат. акцелератчо — ускорение)* — акселерация, более раннее или более быстрое формирование какого-либо органа по сравнению с другими органами в процессе эмбрионального развития.

Аллантоис ***(греч.*** *алантоидес — колбасовидный)* — одна из зародышевых оболочек амниот (рептилий, птиц, млекопитающих), представляющая собой мешковидный вырост задней кишки зародыша. Выполняет функции эмбрионального органа дыхания, выделения,питания.У млекопитающих берет участие в образовании плаценты и пупочного канатика.

Амнион *(греч. амнион — околозародышевый пузырь)* — внутренняя зародышевая оболочка, которая ограничивает амниотическую полость, в которой находится зародыш и амниотическая жидкость.

Амниоты *(греч. амнион — околозародышевый пузырь)* — высшие позвоночные, у которых в процессе эмбрионального развития образуются зародышевые оболочки амнион и аллантоис - приспособления к развитию на суше.

Анаболия *(греч. анаболе — подъем, насыпь)* — добавление новых стадий в конце периода формообразования.

Анамнии *(греч. а — отрицание и амнион)* — низшие первичноводные позвоночные (круглоротые, рыбы, земноводные), зародыши которых не имеют амниона и аллантоиса.

Архаллаксис *(греч. архе — начало и аллаксис — изменение)* - изменение развития органа на ранних стадиях эмбриогенеза.

Гетеротопия *(греч. гетерос — иной, другой и топос — место)* — изменение места закладки органов в процессе эмбриогенеза.

Гетерохрония *(греч. гетерос — иной и хронос — время)* — изменение времени закладки органов в эмбриогенезе.

Девиация *(лат. девиатио —уклонение)* - изменение средних стадий эмбрионального развития, приводящее к изменению органа взрослого организма.

Онтогенез *(греч. онтос — сущее и генезис — рождение)* — индивидуальное развитие организма, совокупность процессов, происходящих от момента рождения до смерти организма.

Палингенез *(греч. палин — опять и генезис -рождение)* — признак отдаленных предков, появляющийся лишь у зародышей или личинок.

Педогенез *(греч. паидос — дитя и генезис — рождение, происхождение)* — размножение личинки партеноге-нетическим путем: неоплодотворенные яйцеклетки развиваются в теле личинки и дают начало новому поколению.

Педоморфоз *(греч. паидос — дитя и морфе — вид, форма)* - способ эволюционного изменения организмов, при котором полностью утрачивается взрослая стадия, а личинки размножаются неотенией или путем партеногенеза.

Плацента *(лат. плацента — пирог, лепешка)* — орган, который соединяет зародыш с материнским организмом, орган питания, дыхания, выделения зародыша.

Примордиальный — первичный, зачаточный.

Рекапитуляция *(лат. рекапитулатио — повторение)* - повторение в ходе индивидуального развития организмов признаков, которые были характерны **их** предкам.

Ретардация *(лат. ретардатио — замедление, задержка)* - замедление, задержание развития органа в процессе онтогенеза по сравнению с предками.

Фетализация *(лат. фетус - зародыш, потомок)* -способ эволюционного изменения организмов, характеризующийся, замедлением темпов развития отдельных органов или их систем. В результате взрослые особи сохраняют эмбриональное состояние этих органов.

Филогенез *(греч. филон — род, племя и генезис — происхождение) -* филогения, история развития таксона, царства.

Филэмбриогенез *(греч. филон - род, племя + эмбрион - зародыш и генезис - происхождение)* — эволюционные преобразования организмов вследствие изменения эмбрионального развития предков.

Хорион *(греч. хорион - оболочка, послед)* — внешняя оболочка зародышей рептилий, птиц, млекопитающих.

Ценогенезы *(греч. каинос — новый и генезис — рождение)* — личиночные адаптивные признаки, не сохраняющиеся у взрослых особей.

3.2. Хронография

1793 г. Гердер Кильмейер (1765-1844) впервые развил представление о том, что высшие животные проходят в течение своего онтогенеза стадии, сходные со взрослыми состояниями низших животных.

1805 г. Л. Окен: "Зародыш в эмбриональном развитии как бы повторяет эволюцию, историю животного мира".

1808 г. Ф. Тидеман - Окену: "Следя за метаморфозом лягушек, я пришел к заключению, что они во время развития проходят организацию кольчатых червей, моллюсков, рыб и только под конец становятся лягушками".

1809 г. Л. Окен: "Между развитием зародыша и историей животного царства существует полный параллелизм".

1817г. Христиан Пандер (1794-1865) опубликовал свое исследование "Материалы к истории развития цыпленка в яйце". Это история превращений насиженного яйца в течение первых пяти дней. В этой работе впервые сообщалось о трех зародышевых листках.

1821 г. И. Меккель: "Развитие отдельного организма совершается по тем же законам, что и развитие всего ряда животных, т. е. высшее животное в главных чертах своего развития проходит ниже его стоящие ступени".

1825 г. М. Ратке обнаружил у высших позвоночных (млекопитающих и птиц) жаберные щели.

1828 г. Вышло в свет произведение К. Бэра "История развития животных", заложившее основы современной эмбриологии.

1859 г. Выходит в свет "Происхождение видов" Ч. Дарвина.

3.3. Дарвин и эмбриология

Тесную связь между онтогенезом и филогенезом отметил и Дарвин. Он был

знаком с работами К. Бэра, проводил собственные исследования. Изучая разные стадии в развитии собак, лошадей, голубей, Дарвин отметил большое сходство ранних стадий развития. В 1859 году он писал: "Зародыш — более или менее затемненный образ общего родоначальника во взрослом или личиночном состоянии" (1949). По Дарвину, зародыш остается как бы свидетелем прошлых состояний, через которые прошел вид.

Изменения, возникающие в индивидуальном развитии, имеют, по Дарвину, не одинаковое значение. Это зависит от времени их появления. Изменения на ранних стадиях онтогенеза вызывают крупные уклонения в строении взрослых форм, часто - уродства. Изменения же, происходящие более поздно, имеют больше шансов оказаться полезными, так как они вызывают более ограниченные изменения взрослых форм. Дарвин допускал, что зародыши могут повторять не только зародышевое, но и взрослое состояние предков.

Для Дарвина сходство отдельных стадий в развитии организмов, отдельных признаков было очень важным обстоятельством, так как он считал его доказательством общности происхождения животного мира.

3.4. Закон зародышевого сходства

Карл фон Бэр сформулировал свои соображения о сходстве между зародышами разных классов позвоночных в форме четырех положений.

1. "В каждой большой группе общее образуется раньше, чем специальное".
2. "Из всеобщего образуется менее общее и т. д., пока, наконец, не выступает самое специальное".
3. "Каждый эмбрион определенной животной формы вместо того, чтобы проходить через другие определенные формы, напротив, отходит от них".
4. "Эмбрион высшей формы никогда не походит на другую животную форму, но только на ее эмбрионы".

Последнюю закономерность, ссылаясь на Бэра, использовал Ч. Дарвин в качестве одного из доказательств эволюции и дал ей название "закона зародышевого сходства".

В 1828 г. Бэр сформулировал закономерность, которую называют Законом Бэра: "Чем более ранние стадии индивидуального развития сравниваются, тем больше сходства удается обнаружить". Этот великий эмбриолог заметил. что зародыши млекопитающих, птиц, ящериц, змей и других наземных позвоночных на ранних этапах развития очень сходны между собой как в целом, так и по способу развития своих частей. Лапки ящерицы, крылья и ноги птиц, конечности млекопитающих, а также руки и ноги человека развиваются, как заметил Бэр, сходным образом и из одних и тех же зачатков. Только по мере дальнейшего развития у зародышей разных классов позвоночных появляются различия — признаки классов, отрядов, родов, видов и, наконец, признаки данной особи.

3.5. Биогенетический закон

Идея повторения филогенеза в онтогенезе продолжала существовать среди биологов. В 1864 г. Фриц Мюллер писал: "Историческое развитие вида отражается в истории его индивидуального развития. В короткий срок, исчис-

ляемый немногими неделями или месяцами, меняющиеся формы зародышей и личинок дают нам более или менее полную, более или менее верную картину изменений, через которые прошел вид в течение бесчисленных столетий, пока он не достиг настоящего своего состояния". В 1865 г. А. О. Ковалевский публикует свою диссертацию "История развития ланцетника", а в 1866г. - статью о развитии асцидий. Ее высоко оценил Ч.Дарвин, а основатель филогенетической сравнительной анатомии К. Гегенбаур (1826—1903), по рассказу Э. Геккеля, прочтя работу, "проходил в волнении целую ночь, не ложась в постель".

Наконец, в 1866 г. Эрнст Геккель (1834-1919) в "Генеральной морфологии" соотношение онтогенеза и филогенеза сформулировал так: "Онтогения представляет собой краткое и быстрое повторение (рекапитуляцию) филогении". Онтогения определена Геккелем как "история развития органической особи", а филогения определена как "история развития органических групп, возникших из одного корня". Дарвин в "Автобиографии" писал: "Именно тому, кто сумел добиться должного впечатления, и должна быть отдана вся честь открытия". В настоящее время этот закон часто называют "закон Дарвина-Мюл-лера-Геккеля" (Иванова-Казас, 1975).

Геккель считал, что повторение онтогенезом филогенеза неполное: повторяются лишь "важнейшие" из этапов развития предков. Поэтому Геккель различал палингенезы и ценогенезы. *Палингенезы* — это предковые признаки (жаберные шели у зародышей наземных позвоночных, жаберные дуги, развитие хорды у эмбрионов наземных позвоночных). *Ценогенезы* — это эмбриональные признаки и приспособления (амнион, хорион, аллантоис, желточный мешок, плацента, железы для образования кокона у личинок бабочек, внешние жабры у головастиков). Геккель выделил также гетеротопии и гетерохронии — изменения в ходе развития.

Гетеротопии — это смещение места образования органа: сердце у рыб располагается вблизи головы, а у рептилий — в грудной полости, за шеей; передние конечности у рыб располагаются у головы, а у амфибий смещены назад;

закладка половых желез у низших многоклеточных происходит в эктодерме, в энтодерме, а у высших животных — в мезодерме.

Гетерохронии — это изменение времени или темпов закладки и функционирования отдельных органов. Гетерохронией есть раннее развитие у млекопитающих мышц языка, благодаря этому детеныш способен сосать. У рыб и бесхвостых амфибий гетерохронией есть раннее развитие ротового аппарата. У млекопитающих гетерохронией есть развитие молочных зубов. Это *акселерации* — убыстрение формирования органов. Бывают и запаздывания в развитии органа *-ретардации.* Например, поздняя закладка зубов мудрости У человека, поздняя закладка половых органов у млекопитающих. Ретардацией есть позднее зарастание швов между КОСУЯМИ черепа у человека. Эта гетерохрония облегчает роды и позволяет мозгу расти более длительное время.

Примером биогенетического закона может служить онтогенез крабоида пальмового вора. Это крупный наземный десятиногий рак, хорошо приспособленный к условиям сухопутной жизни. Его жаберная полость выполняет функцию легкого. Крабоид питается орехами пальм. Он быстро взбирается на пальму и клешнями отрывает орехи. Самка откладывает яйца на

брюшные ножки. Некоторое время она сидит в норке, но к моменту вылупления личинок входит в море, и личинки оказываются в воде. В течение 4-6 месяцев личинка ведет планктонный образ жизни -она живет в толще воды. После линек личинка зоэа превращается в личинку глаукотоэ. Эта личинка уже обитает на дне. Мягкое брюшко молодой рак прячет в спиральную раковину. Так происходит повторение филогенетической стадии рака-отшельника. Затем раки выходят на сушу и ведут себя, как наземные раки-отшельники. Позже они перестают прятать брюшко в раковину и приобретают строение, типичное для пальмового вора.

В 1898 г. Э. Менерт дал такую формулировку закона: "Онтогенез есть измененное повторение филогенеза".

3.6. Учение А, Н. Северцова о филэмбриогенезах

В 1907 г. А. Н. Северцов доложил Киевскому обществу естествоиспытателей о результатах "проверки" биогенетического закона и предложил свою "теорию филэмбриогенезов". А. Н. Северцов писал, что "теория филэмбриогенеза пытается разрешить вопрос о том, как происходят и в какой период индивидуальной жизни возникают те изменения, которые ведут к филогенетическому преобразованию строения взрослого организма" (1939, 478).

Сущность взглядов А. Н. Северцова: "Филогенетическое изменение строения взрослых органов происходит путем изменения эмбрионального развития этих органов. Филогенез является, таким образом, функцией онтогенеза" (1939, 586). К сожалению, до сих пор остается неясным, "как" все происходит, а "период" определен слишком в общем виде. Северцов выделил такие виды филэмб-риогенезов: архаллаксис, девиация, анаболия. По мнению академика А. В. Иванова, после Северцова эта проблема специально изучалась лишь немногими зоологами, которые показали искусственность северцовской классификации модусов и сложную связь, существующую между ними. "В настоящее время ценность северцовского наследия ставится под сомнение. Были сделаны попытки выделить разные типы эмбриональных признаков... Эта классификация внутренне противоречива и недостаточно строга: у растений понятие ценогенезов всегда совпадает с понятием палингенезов, в результате чего применение их теряет смысл" (Тимофеев-Ресовский, 1981).

3.7. Принцип рекапитуляции

Современной интерпретацией биогенетического закона есть *принцип рекапитуляции:* повторение зародышами некоторых из эмбриональных стадий предков. В развитии высокоорганизованных организмов не всегда наблюдается строгое повторение стадий исторического развития. Только ранние стадии развития сохраняют наибольшую консервативность и поэтому рекапитулируют наиболее полно. Это связано с тем, что одним из наиболее важных механизмов

интеграции ранних этапов эмбриогенеза есть эмбриональная индукция. К тому же, структуры зародыша, формирующиеся в первую очередь (хорда, нервная трубка, сомиты, кишка, глотка), представляют собой организационные центры зародыша, от которых зависит весь ход развития.

Генетическая основа рекапитуляции заключена в единстве механизмов генетического контроля развития, сохраняющемся на базе общих генов регуляции онтогенеза, которые достаются родственным группам организмов от общих предков.

Принцип рекапитуляции — всеобщий принцип, он проявляется на разных уровнях организации. Из споры мха прорастает зеленая нить - протонема, она очень похожа на зеленую нитчатую водоросль (организменный уровень). Голень у наземных позвоночных закладывается в виде двух костей, как у эмбрионов лягушки и стегоцефалов (органный уровень). Защитные иммунные реакции сложились в процессе длительной эволюции. Новый защитный механизм (образование антител) — сравнительно позднее приобретение животного мира. У миног появился примитивный тимус и антитела — иммуноглобулины класса М. У амфибий и рептилий уже имеются иммуноглобулины классов М и G. У птиц появляется третий класс иммуноглобулиноо — А, а у млекопитающих — Е. У человека есть иммуноглобулины класса Д. У плода человека вначале появляются иммуноглобулины М, после рождения –G и А, на втором году жизни начинается синтез иммуноглобулинов Е и Д.

Глава 4. Сравнительно-анатомические доказательства эволюции

4.1. Терминология

Аналогия *(греч. аналогии — соответствие)* — внешнее сходство организмов или органов далеких систематических групп, вызванное приспособлением к одинаковым или близким условиям существования, но имеющих неодинаковое происхождение и неодинаковое строение.

Атавизмы *(лат. атавус — предок)* — реверсия, появление у отдельных взрослых особей признаков, характерных далеким предкам.

Гомология *(греч. гомологии — согласие)* — сходство органов, имеющих общий план строения, развивающихся из сходных зачатков, но выполняющих у разных видов организмов неодинаковые функции.

Рудименты *(лат. рудиментум - зачаток)* — недоразвитый, исчезающий, остаточный орган.

Сравнительная анатомия — наука, которая изучает строение различных организмов, выявляет сходство и различие в их строении с целью установления филогенетических связей.

Тип животных — высшая систематическая категория, в которой объединяются близкие классы животных.

Филум *(греч. филум — нить)* — тип строения, тип животных.

4.2. Хронография

VI—V в. до н. э. Алкмеон Кротонский первый начал анатомировать трупы животных для научных целей.

IV в. до н. э. Аристотель вскрывает трупы животных, констатирует развитие трутней из неоплодотворенных яиц, отмечает своеобразие прикрепления языка у лягушек, пишет о наличии третьего века у птиц, рудиментарных глаз у крота, создает классификацию на основе сравнительно-анатомических данных, намекает на план строения высших животных. Аристотель сделал черновой набросок принципа корреляции: "Природа не может направить один и тот же материал одновременно в различные места... Расщедрившись в одном направлении, она экономит в других... Изменение в одном органе вызывает перемены в другом". Аристотель различал аналогичные и гомологичные органы: "У животных различных родов большая часть органов имеет различную форму: одни сходны по положению и функции, а по существу — различной природы (происхождения), другие одной и той же природы, но различны по форме". "Перо для птицы — то же, что чешуя для рыбы, и поэтому можно сравнивать перья и чешуйки... ногти, копыта..."

1795 г. Вольфганг Гете впервые сформулировал понятие о морфологическом типе в статье "Первый набросок общего введения в сравнительную анатомию, исходя из остеологии".

1800-1805 гг. Жорж Кювье публикует "Лекции по сравнительной анатомии". Кювье так сформулировал принцип корреляции: "Всякое существо образует целое, единую замкнутую систему, части которой соответствуют друг

другу. Ни одна из этих частей не может измениться без того, чтобы не изменились другие".

1817 г. Ж. Кювье публикует "Царство животных, распределенное по его организации для того, чтобы служить основой для естественной истории животных и введением в сравнительную анатомию". Все царство животных Кювье разделил на 4 "филума" по "планам строения".

1818 г. Выходит первая часть "Философии анатомии" Жоффруа Сент-Илера (1772-1844), в которой была изложена концепция "единства плана". Все животные, по Сент-Илеру, построены по одному морфологическому плану. Сент-Илер заимствовал у Аристотеля идею о взаимосвязи органов и сформулировал принцип компенсации органов. Согласно этому принципу, орган достигает своего полного развития только за счет недоразвития другого органа из его системы. Так, увеличение длины шеи жирафа привело к укорочению туловища. Было также сформулировано понятие об аналогии в строении органов животных.

1828 г. К. Бэр издал "Историю развития животных". На основе эмбрионального развития Бэр установил четыре "основных типа" животных. Они совпали с четырьмя типами Кювье, установленными на основании сравнительно-анатомических данных.

1832 г. Английский палеонтолог Ричард Оуэн создал учение о гомологии и архетипе. Согласно этому учению существует два типа сходства между органами — аналогия и гомология. Реально существующие формы — вариации первоначального идеального архетипа.

4.3. Клеточное строение

Клетки растений, животных, грибов, прокариот имеют сходный химический состав. Клетки всех живых организмов построены по единому плану. Клетки имеют сходный обмен веществ. Клетка способна к самостоятельной жизнедеятельности. Клетки всех живых организмов сходны по основным проявлениям жизнедеятельности. Клетки растений, грибов, животных, прокариот выполняют одинаковые функции (самообновление, самовоспроизведение, саморегуляция). Все живые существа состоят из клеток. Схожесть — гомологичность — клеток всех царств живой природы объясняется общностью их происхождения.

4.4. План строения

Мысль о прототипе высказывалась давно. Дени Дидро предполагал, что от одной-единственной "модели" можно путем анатомических трансформаций произвести ряд животных "от человека до аиста". В. Гете рассматривал все формы растений как видоизменение одной первичной формы. Для развития идеи о единстве плана строения много сделал Э. Ж. Сент-Илер. Он писал: "Природа создала все живые существа по единому плану, всюду одинаковому в своем принципе, но видоизмененному на тысячу ладов в своих частных проявлениях".

План строения — это план расположения органов, композиция органов. Стремление Сент-Илера включить насекомых и головоногих моллюсков в план строения, характерный для позвоночных, вызвало оппозицию Кювье, хорошо знавшего и позвоночных, и моллюсков. Историческая дискуссия в Академии Франции между Ж. Кювье и Ж. Сент-Илером закончилась поражением Сент-Илера. Но тот же Кювье разделил все царство животных на 4 ветви на основании "общего плана строения". Представление о единстве плана строения имело важное значение для формирования эволюционных воззрений. Классы позвоночных имеют общий план строения, потому что они имеют такие сходные черты: двусторонняя симметрия тела, хорда, над хордой располагается центральная нервная система, ЦНС имеет вид полой трубки, передний отдел нервной трубки разрастается и образует головной мозг, головной мозг располагается в черепе, осевой скелет во взрослом состоянии - позвоночник, полость тела — целом, вторично-ротость, две пары конечностей. Все эти особенности позвоночных свидетельствуют о единстве происхождения всех позвоночных.

4.5. Аналогичные органы

Аналогичные органы — это органы, разные по происхождению, имеющие внешнее сходство и выполняющие сходные функции. Аналогичными есть жабры речного рака, головастика и жабры личинок стрекоз. Спинной плавник касатки (китообразные млекопитающие) аналогичен спинному плавнику акулы. Аналогичны бивни слона (разросшиеся резцы) и бивни моржа (гипертрофированные клыки), крылья насекомых и птиц, колючки кактусов (видоизмененные листья) и колючки барбариса (видоизмененные побеги), а также шипы шиповника (выросты кожицы).

Аналогичные органы возникают у далеких организмов вследствие приспособлений их к одинаковым условиям среды или выполнения органами одинаковой функции

4.6. Гомологичные органы

Гомологичные органы — органы, сходные по происхождению, строению, расположению в организме. Конечности всех наземных позвоночных гомологичны, потому что они отвечают критериям гомологичности: имеют общий план строения, занимают сходное положение среди других органов, развиваются в онтогенезе из сходных эмбриональных зачатков. Гомологичны ногти, когти, копыта. Ядовитые железы змей гомологичны слюнным железам. Молочные железы — гомологи потовых желез. Усики гороха, иглы кактуса, иглы барбариса - гомологи, все они -видоизменение листьев.

Сходство в плане строения гомологичных органов есть следствие общности происхождения. Существование гомологичных структур есть следствие существования гомологичных генов. Различия возникают вследствие изменения функционирования этих генов под действием эволюционных факторов, а также вследствие ретардаций, акце-лераций и других изменений эмбриогенеза, ведущих к дивергенции форм и функций.

4.7. Рудименты

Третье веко у человека, аппендикс (червеобразный отросток слепой кишки), ушные мышцы, копчик — все это рудименты. У человека насчитывается около сотни рудиментов. У безногой ящерицы — веретеницы — есть рудиментарный плечевой пояс конечностей. У китов есть рудимент тазового пояса. Наличие рудиментов объясняется тем, что эти органы у далеких предков были нормально развиты, но в процессе эволюции потеряли свое значение и сохранились в виде остатков.

У растений тоже бывают рудименты. На корневищах (видоизмененных побегах) пырея, ландыша, папоротника есть чешуйки. Это рудименты листьев. В краевых соцветиях сложноцветных (нивяника, астр, подсолнечника) под лупой видны недоразвитые тычинки.

Рудименты — важные доказательства исторического развития органического мира. Рудименты тазовых костей у китов и дельфинов подтверждают предположение о происхождении их от наземных четвероногих предков с развитыми задними конечностями. Рудиментарные задние конечности веретеницы и питона указывают на происхождение этих рептилий (так же, как и всех змей) от предков, имевших конечности.

4.8. Атавизмы

У человека атавизмами есть хвост, волосяной покров на всем лице, многососковость. На вымени у некоторых коров появляется третья пара сосков. Это указывает на то, что крупный рогатый скот произошел от животных, имевших более четырех сосков. У мух дрозофил — гомозигот по мутации тетраптера - вместо жужжалец развиваются нормальные крылья. Это не возникновение нового

признака, а возврат к старому Антенна у дрозофилы иногда превращается в членистую ножку. У лошади может быть трехпалость, как у меригиппуса.

Отличие рудиментов от атавизмов:

а) рудименты есть у всех особей вида, а атавизмы — лишь у немногих;

б)рудименты несут определенную функцию, а атавизмы (все без исключения) не несут каких-либо функций.

4.9. Переходные рецентные формы

Это формы организмов, сочетающие в своем строении признаки разных типов организации и занимающие поэтому промежуточное систематическое положение. Переходные ныне существующие формы организмов - это соединительные звенья, мелкие промежуточные филогенетические ветви, соединяющие крупные ветви живой природы. Эвглена сочетает признаки растения и животных. Моллюск неопилина (класс Моноплакофора) имеет такие признаки кольчатых червей: полость тела — целом, метамерная мускулатура (8 пар мышц), метамерное расположение органов выделения (5 пар ктенидиев), метамерное расположение половых протоков (6 пар целомодуктов). Перипатус — первичнотрахейное животное из типа онихофоры — сочетает в своем строении некоторые черты кольчатых червей и членистоногих.

Аннелидные признаки: кожно-мускульный мешок, мускулатура гладкая, конечности параподиеобразные и нечленистые, выделительные органы — метамерно расположенные целомодукты аннелидного типа, примитивная — лестничного типа — нервная система.

Артропоидные признаки: голова образована акроном с антенулами (антенны 1), антеннальным, мандибулярным и максиллярным члениками; полость тела смешанная (миксоцель), кровеносная система незамкнутая, сердце с остиями, органы дыхания — трахеи в виде неветвящихся трубочек.

Утконос — млекопитающее из подкласса яйцекладущих, отряда однопроходных. Имеет такие признаки рептилий:

клоака (расширенная концевая часть задней кишки, в которую открываются половые протоки и мочеточники); клюв (вытянутая в рострум носовая часть морды), как у утки. Один раз в год самка откладывает одно-два яйца (размером до 2 см) в норе длиной 10—18 м. Самка насиживает яйца в течение 9—10 дней.

Глава 5. Искусственный отбор как доказательство эволюции

5.1. Терминология

Аутбридинг (*англ. аут — вне ч брчдчнг — размножение, разведение*) — скрещивание особей одного вида, не состоящих в непосредственном родстве (отсутствие общих предков в 4-6 поколениях).

Биотехнология (греч. биос — жизнь + техне — мастерство, искусство и *логос — учение)* — использование живых организмов и биологических процессов в промышленности.

Генная инженерия — раздел молекулярной биологии, связанный с целенаправленным конструированием новых, несуществующих в природе сочетаний генов.

Гетерозис (*греч. гетерозис — изменение, превращение*) - "гибридная сила", явление повышения жизнеспособности и продуктивности гибридов по сравнению с исходными родительскими формами.

Гибрид (*лат. гибрида — помесь)* — организм, полученный в результате скрещивания генетически различающихся организмов.

Гибридизация —скрещивание генетически различающихся организмов.

Инбридинг *(англ. ин — в и бридинг* — разведение организмов) — близкородственное скрещивание.

Инцухт *(нем. ин—ви цухт —разведение)* — близкородственное скрещивание растений, принудительное самоопыление перекрестноопыляющихся растений.

Клеточная инженерия — конструирование клеток нового типа на основе их клонирования, культивирования, гибридизации и реконструкции.

Конституция животных (*лат. конститутио — построение, состояние*) — общее строение организма, морфологические и функциональные особенности организма животных, сложившиеся на основе наследственных и приобретенных признаков в процессе онтогенеза.

Линия животных — размножающиеся половым путем родственные организмы, которые происходят, как правило, от одного предка или от одной пары общих предков и воспроизводят в ряду поколений одни и те же наследственно устойчивые признаки.

Линия растений — потомство одного гомозиготного самоопыляющегося растения, размножающегося половым путем.

Мутация *(лат. мутатио — изменение)* — внезапное наследуемое изменение организма, отдельных его частей, свойств. Мутации есть следствие изменений в кариотипе, хромосомах и генах. Соматические мутации — это мутации, которые происходят в соматических клетках. Генеративные мутации — мутации, происходящие в половых клетках.

Отдаленная гибридизация животных-скрещивание организмов, относящихся к разным видам (межвидовая гибридизация) или родам (межродовая гибридизация). Кидас есть пример гибридизации, происходящей в природе между соболем и куницей, тумак -гибрид зайца-беляка и зайца-русака.

Отдаленная гибридизация растений - межвидовая и межродовая

гибридизация. Отдаленная гибридизация сыграла большую роль в работах И. В. Мичурина (1855-1935): путем отдаленной гибридизации он вывел более 100 сортов. Американский селекционер Лютер Бер-банк (1849—1926) создал помеси сливы и персика, ежевики и малины — около 600 сортов. Г. Д. Карпеченко скрестил капусту с редькой и получил рафанобрассику. В. Е. Писарев скрестил рожь с пшеницей и получил тритикале. Н. В. Цицин скрещивал пырей и мягкую пшеницу

Подбор — выбор пар для скрещивания.

Полиплоидия *(греч. полиплос — многократный и ей-дос - вид*) — увеличение или уменьшение количества хромосом в кариотипе.

Порода - созданная путем искусственного отбора группа животных, обладающая важными хозяйственными признаками. **Лесная порода** — вид древесных растений **Садово-парковая порода** — совокупность ви-•юв или сортов древесно-кустарниковых растений со сходными хозяйственными или биологическими признаками. Местная порода - это порода, которая сформировалась в отдельных регионах под влиянием естественного и искусственного отбора. **Заводская порода** — порода, созванная в процессе интенсивного искусственного отбора в племенных хозяйствах.

Почковые вариации — это почковые мутации. Первый, выведенный в 1892г. Мичуриным, сорт назван Антоновка 600-граммовая. В 1892 г. на одной из ветвей 5-летнего сорта Антоновка могилевская белая появилась необыкновенно крупная почка. Мичурин привил ее на другое дерево. Через четыре года был создан новый сорт.

Селекция *(лат. селектио — отбор)* — наука о создании пород, сортов и штаммов. Этот термин получил широкую известность благодаря Дарвину: в название его труда входит слово "селектион". До Дарвина оно было так мало известно, что издатель "Происхождений..." хотел убрать его из заголовка "как слово, совершенно незнакомое публике".

Сорт *(лат. сортис — разновидность*) — созданная путем искусственного отбора группа растений, которая имеет важные для человека качества. По способам выведения сорта бывают: сорта-популяции (выведенные массовым отбором), сорта-линии (выведенные путем индивидуального отбора), сорта-клоны (потомство одного растения, которое размножается вегетативно — картофель). По происхождению сорта бывают местные (созданные в результате длительного действия естественного отбора и бессознательного искусственного отбора) и селекционные. До Дарвина многими предполагалось, что каждый сорт или порода произошли от особого вида или разновидности организмов, существовавших в природе. Такое мнение было логическим следствием представления о том, что виды неизменны. Дарвин доказал, что все сорта и породы произошли от одного или немногих диких предков. Их многообразие - результат дивергенции под воздействием искусственного отбора, осуществляемого многими поколениями людей. Дарвин доказал свою теорию происхождения сортов и пород анализом происхождения домашних голубей. Существует 11 главных породных групп, включающих 150 (во времена Дарвина) пород. Оказалось, что несмотря на изменчивость многих признаков, голуби имеют общие особенности, которые выдают их происхождение от дикого скалистого сизого голубя.

Спорты — название, употребляемое в XIX веке для мутантов (махровые розы, нектарины — персик без пушка).

Скрещивание — естественное или искусственное соединение двух наследственно различающихся гамет при оплодотворении. Выделяют простые виды скрещивания (моногибридное, анализирующее, возвратное, реципрок-ное, поглотительное, вводное, дигибридное, полигибридное) и сложные (скрещивание, при котором скрещивается более двух родительских форм).

Чистая линия - группа организмов, полученных путем инбридинга, самоопыления, самооплодотворения. Это группа организмов, которые имеют однообразную наследственность.

5.2. Искусственный отбор

При искусственном отборе человек постоянно отбирает лучших производителей и лучшее потомство и разводит их. Признаки, по которым производится отбор, могут быть самыми разными: и хозяйственными, и эстетическими.

Формы искусственного отбора.

Тщательное изучение явления искусственного отбора (ИО) позволило Дарвину выделить две формы этого отбора: бессознательный и методический.

Бессознательный отбор — это отбор, при котором не ставится цель создания нового сорта или породы. Люди сохраняют лучших, на их взгляд, особей и уничтожают (выбраковывают) худших. В сельских районах и в наше время хозяева осуществляют бессознательный отбор с курами, собаками, голубями. Бессознательный отбор возник давно, с момента приручения собаки. Бессознательный отбор ведет к изменению растений и животных, к улучшению пород и сортов, к созданию новых местных пород и сортов. Нужный результат при этом отборе формируется медленно, но он может быть впечатляющим. Так, во время археологических раскопок в Перу были обнаружены зерна кукурузы в 3-4 раза большего размера, чем современные. Предки таджиков (согды) выращивали абрикос, плоды которого содержали до 70 % сахара. Высыхая на деревьях, эти плоды не опадали.

Методический отбор — это отбор, осуществляемый человеком по определенному плану, с определенной целью — создания породы или сорта. Для методического ИО характерны следующие особенности:

а) ставится цель: селекционер решает, какие признаки надо изменить и в какую сторону, т. е. определяется направление отбора (яйценоскость, мясистость, красивый гребень, красивый хвост, красивое оперение);

б) составляется план создания породы (сорта): какие породы (сорта) и в каком порядке нужно скрещивать, какие виды скрещивания нужно применять;

в) создаются специальные условия жизни;

г) методический отбор - это творчество.

Механизм методического ИО.

1. В стаде, в стае, в поле, в саду человек среди многих особей выделяет отдельную особь с теми признаками, которые ему нужны. Для получения

организмов с нужными качествами человек использует не только естественные мутации, но и полученные искусственно — при применении мутагенов.

2. Необычные особи — особи с необычными признаками - отбираются.

3. Производится подбор.

4. Подобранные особи скрещиваются.

5. В потомстве производится выбраковка.

6. Снова производится подбор, скрещивание и выбраковка до получения желаемого результата.

7. Из поколения в поколение человек методически отбирает на племя (для размножения) тех производителей, у которых избранный признак выражен в наибольшей степени.

8. Вследствие соотносительной изменчивости происходит перестройка и других признаков у организмов, что ведет к появлению сорта с новыми признаками.

Примитивный методический отбор был в Древнем Египте: за 3000 лет до н. э. там возделывали 3 вида пшеницы, 3 формы ячменя. В Китае за 2 тыс. лет до н. э. проводилась селекция крупного скота, лошадей, декоративных растений. В Древнем Риме, по сообщению Плиния Старшего (23—79 гг.), возделывали такие сорта пшеницы: италийскую, беотийскую, сицилийскую, понтийскую, херсонскую, африканскую, египетскую. Вторично методический отбор возник в Европе во второй половине XVIII века в Голландии и Англии.

Методический отбор есть основой селекции. Применяя методический отбор, человек создал большое многообразие сортов (томатов — 50, крыжовника - 300, пшеницы — 400, винограда - 1000, груш и роз — по 5 тыс., яблонь — 10 тыс.) и пород (лошадей — 150, кур — 250, овец — 250, собак — 350, крупного рогатого скота — 400, голубей — 500).

Не все виды организмов поддаются одинаково ИО. Так, пород лошадей меньше, чем собак. Не все виды значительно изменяются ИО. Под действием ИО очень слабо изменились верблюды, северный олень, яки. Это связано с тем, что условия существования после одомашнения не очень отличаются от тех, в каких жили их предки.

Творческая роль И О:

1. Он ведет к изменению органа или признака, интересующего человека. 2. ИО ведет к расхождению признаков: члены породы (сорта) все более и более становятся непохожими на дикий вид. 3. ИО — главная движущая сила в формировании пород и сортов. Новые сорта создают также путем биотехнологии (клеточной и генной инженерии), а также клонирования.

Условия, которые благоприятствуют ИО:

1. Правильный выбор исходного материала. 2. Материал должен быть пластичным и изменчивым. 3. Селекционер должен четко представлять "идеал" — результат, к которому он стремится. 4. Отбор должен проводиться по отдельным признакам. 5. Селекцию необходимо вести в широком масштабе. 6. Должна вестись жесткая выбраковка тех особей, которые не соответствуют предполагаемому результату.

Сравнение ИО и естественного отбора (ЕО):

а) отбирающий фактор в ИО — человек, в ЕО — факторы среды;

б) ЕО происходит с момента зарождения жизни, ИО — с появлением человека;

в) материал для ЕО поставляет мутационный процесс и рекомбинация; для ИО материал поставляет мутационный процесс, искусственный мутагенез, клеточная инженерия, генная инженерия;

г) результат ЕО: адаптация, нужная организму, дивергенция (новый признак, подвид, вид). Результат ИО: формирование признака, интересующего человека, создание новой породы, сорта, штамма микроорганизмов;

д) путь изменения: накопление благоприятных изменений при ЕО, накопление изменений, нужных человеку при ИО, отстранение от участия в формировании генофонда следующего поколения или уничтожение при ЕО, выбраковка несоответствующих требованиям человека при ИО.

5.3. Значение искусственного отбора для создания теории Дарвина

В пособиях по дарвинизму тема "Искусственный отбор" всегда выглядела как неоправданно объемное, инородное тело. В учебниках лысенковского периода в биологии СССР этот раздел играл роль звена, связующего теорию с практикой. Фактически это был раздел селекции в дарвинизме. Но искусственный отбор был очень важен и для Ч. Дарвина. Это связано с тем, что ИО послужил Дарвину ключом для решения проблемы видообразования и эволюции организмов. Ч.Дарвин и в "Дневнике изысканий", и в "Путевом дневнике" постоянно пользовался словосочетанием "сотворение видов". Это было и в начале путешествия, и в 1832, 1834, 1835, и в 1839 годах. Переход от истин Священного писания к трансформизму, к эволюционному представлению о происхождении видов не был ни прост, ни быстр.

Начиная с сентября 1832 г., когда Дарвин нашел кости гигантских неполнозубых (Пуанте-Альте, близ Вайя-Бланка), он впервые начинает задумываться над "тайной из тайн" - появлением новых видов. Только в сентябре 1835 г. на Галапагосских островах, судя по дневнику, произошел перелом: Дарвин все еще пользуется выражениями "творческая сила", "были созданы", "были сотворены", но тут же пишет о "разновидностях", возникших на этих островах под влиянием особых условий жизни. После возвращения в Англию Дарвину явилась мысль, что, следуя примеру Лайеля в геологии, а именно, собирая все факты, которые имеют хотя бы малейшее отношение к изменению животных и растений в культурных условиях и в природе, он прояснит проблему видообразования в целом. Дарвин пишет: "Моя записная книжка была начата в июле 1837 г. Я работал подлинно бэконовским методом:

без какой бы то ни было заранее созданной теории, собирал, в весьма обширном масштабе, факты, особенно — относящиеся к одомашненным организмам, путем пересмотра печатных материалов, в беседах с искусными животноводами и растениеводами-садоводами". Вскоре Дарвин "понял, что

краеугольным камнем успехов человека в создании полезных растений и животных был отбор".

Практика растениеводов и животноводов показывала, что возникновение новых признаков, усиление признаков происходит за счет искусственного отбора. Ключ к объяснению разнообразия пород и сортов состоит во власти человека накапливать изменения путем отбора: природа поставляет изменения, человек слагает их в определенном направлении. Так, из анализа огромного материала по созданию пород и сортов Дарвин извлек принцип искусственного отбора и на его основе создал свое эволюционное учение.

Следуя логике своего познания проблемы, Дарвин начинает свою книгу с искусственного отбора (Глава 1 Изменение под влиянием одомашнивания). И если Дарвину ИО был нужен для понимания процесса дивергенции, процесса изменения и возникновения новых форм, то теперь ИО - это модель процессов, происходящих при формообразовании, это экспериментальное доказательство эволюции.

РАЗДЕЛ II. ФИЛОГЕНИЯ

Глава 1. Происхождение жизни

Глава 2. Филогения растений и животных

Глава 3. Антропогенез

Глава 1. Происхождение жизни

1.1. Терминология

Абиогенез (*греч. а — отрицательная частица + биос — жизнь и генезис — происхождение, образование}* — 1. Образование органических соединений вне живых организмов. Впервые идею об абиогенезе высказал немецкий ученый Е. Пфлюгер (1875). 2. Учение о возникновении живых существ из веществ неживой природы.

Анаболизм *(греч. анаболе — подъем, набрасывать, насыпать*) — совокупность биохимических процессов в живом организме, направленных на создание составных элементов клеток, тканей и синтез собственных органических веществ.

Ассимиляция (*лит. ассимилатио — уподобление) — потребление и превращение веществ*, поступающих в организм из внешней среды.

Атмосфера (*греч. атмос — пар и сфаира — шар)* — газовая оболочка Земли.

Белки - высокомолекулярные биополимеры, мономерами которых есть аминокислоты.

Биополимеры (греч. биос — жизнь + полис — многочисленный и мерос — *часть, частица)* — высокомолекулярные соединения, которые образуются в организме из мономеров.

Витализм (лат. виталис — жизненный) — совокупность идеалистических течений в биологии, согласно которым жизненные явления объясняются действием особого нематериального начала ("жизненной силы", "души", "энтелехии" и др.), которое направляет и регулирует все биологические процессы.

Галактика *(греч. галактикос —молочный*) — звездная система, которая состоит из сотен миллиардов звезд, пылевых и газовых туманностей. Солнечная система входит в состав галактики Млечный Путь, насчитывающей около 2X10" звезд.

Генетическая информация — наследственная информация о составе, строении и обмене веществ организма, которая находится в нуклеиновых кислотах и передается потомкам в виде генотипа.

Гидросфера (*греч. гидор — вода и сфаира — шар)* — прерывистая водная оболочка, совокупность всех вод земного тара.

Гомеостаз (*греч. гомоиос - подобный и стазис —состояние*) — динамическое, относительное постоянство процессов и состояний биологической системы.

Дискретность (*лат. дискретус - состоящий из отдельных частей)* — прерывистость, разделенность на отдельные части.

1.2. Хронография

VII в. до н. э. Фалес из Милета: все возникает из воды и в нее превращается.

VI в. до и. э. Анаксимандр Милетский: растения и животные возникли из ила при нагревании Солнцем путем самозарождения.

Гераклит Эфесский: из огня все возникает, огнем же все разрушается.

V в. до и. э. Эмпедокл: жизнь возникла в результате действия сил притяжения и отталкивания между огнем, воздухом, водой и землей. Жизнь возникла давно. После сильных дождей в тине зародились первые растения. Позднее начали зарождаться отдельные части животных.

Демокрит: жизнь возникла не в результате божественного акта, а в результате действия сил природы;

жизнь не занесена из Космоса, а возникла из неорганической природы; живые существа самозарождаются из влажной земли под действием солнечного света, влаги и

тепла.

IV в. до н. э. Аристотель: губки, черви, моллюски, насекомые, рыбы возникают из органических веществ ила.

I в. до н. э. Лукреций Кар: органический мир возник из неорганического путем самозарождения.

1745 г. Ж. Л. Бюффон: планеты возникли из сгустков солнечного вещества, оторвавшихся от Солнца под ударом огромной кометы.

1755 г. Иммануил Кант**:** планеты Солнечной системы возникли из "туманности" — вращающегося вокруг Солнца пылевого облака.

1794 г. Эразм Дарвин (дед Дарвина): "Когда морей осела гладь и стала всюду сушу омывать, согрета Солнцем, в гротах, на просторе жизнь организмов зародилась в море".

1796 г. Пьер Симон Лаплас: Земля, Солнце, Солнечная система образовались из вращающейся газовой туманности. В результате ускорения вращения и сжатия центральной части туманности, периферическая часть формирующегося Солнца стала плоской. Когда центробежная сила на экваторе стала равной по величине силе тяготения, вещество периферии образовало диск. Затем диск разделился на кольца. Вещество каждого кольца собралось в сгусток, превратившийся затем в планету. Центральная часть туманности стала Солнцем. Земля вначале была раскаленным шаром. По мере остывания шара формировалась кора.

1809 г. Ж. Б. Ламарк: несмотря на качественное отличие живой и неживой природы, живые существа могли появиться из неживой природы путем самозарождения под влиянием тепла, света, флюидов, электричества. Живые существа зарождаются спонтанно. "Возникновение живых существ из неорганической материи является естественным процессом постепенного развития материи" (Ламарк).

1859 г. Чарлз Роберт Дарвин: в небольшом теплом водоеме со всеми видами аммония и фосфорной кислоты при наличии света, тепла, электричества

и пр. можно представить химическое образование белкового вещества.

1866 г. Эрнст Геккель: в процессе химической и биологической эволюции была такая последовательность событий: неорганические соединения — простейшие органические соединения — зарождение жизни — плазма — монеры - ядросодержащие клетки — многоклеточные организмы.

1871 г. В. Томсон лорд Кельвин выдвинул гипотезу панспермии. Согласно этой гипотезе живые организмы могли быть занесены на Землю из Космоса с обломками метеоритов. Эта гипотеза была поддержана С. Аррениусом (лауреат Нобелевской премии 1908 г. по химии), Г. Гельмгольцем, Ю. Либихом (химик, первый синтезировавший органическое вещество — мочевину), В. И. Вернадским, Г. Э. Рихтером, Ф. Криком (лауреат Нобелевской премии 1962 г. за модель структуры ДНК), Ж. Моно (лауреат Нобелевской премии 1965 г. за концепцию опрерона). Причина склонности химиков к гипотезе панспермии в том, что многие ферменты имеют в своем составе молибден, которого на Земле мало, а в Космосе есть молибденовые звезды.

1922 г. А. И. Опарин выдвинул гипотезу абиотического происхождения жизни.

1. Абиогенез: на Земле вначале спонтанно возникли первичные органические вещества при протекании неорганических процессов. Это была протожизнь.

2. Затем начали образовываться сложные органические вещества — различные мономеры и полимеры.

3. Возник "первичный бульон".

4. В первичном бульоне начали формироваться многомолекулярные открытые системы, способные взаимодействовать с внешней средой. Это были коацерваты. Эти желеобразные капельки органических веществ имели выраженную поверхность раздела и были способны захватывать различные вещества и коферменты из среды. В каплях стали проходить химические реакции между веществами в присутствии ферментов. Вследствие этого капли стали расти и делиться (размножаться). Так появились протобионты (пробионты).

5. Эволюция пробионтов под контролем предбиологического отбора привела к усовершенствованию обмена веществ, молекулярной и надмолекулярной структуры.

6. Возникли организмы.

1928 г. Дж. Б. С. Холдейн предложил свою гипотезу абиогенетического происхождения жизни. По периферии Солнечной системы движется 10" комет. Они образуют кометное облако Оорта. 1. Кометы постоянно обогащали нашу планету органикой, т. к. кометы богаты сложными химическими соединениями, включая органические. 2. Условия на Земле были иные, чем ныне. 3. В гидросфере происходили различные абиогенные синтезы биологически важных соединений. Благодаря этим синтезам, первичный океан приобрел "консистенцию горячего жидкого бульона". 4. Первичная жизнь долгое время существовала в вирусной форме. 5. Первичной формой метаболизма было брожение, т. к. атмосфера была бескислородной.

1944 г. О. Ю. Шмидт предложил гипотезу возникновения Земли. Земля возникла из части газопылевого облака, захваченного Солнцем. Сгущение холодного газопылевого облака привело к разогреву будущей планеты. Постепенное охлаждение привело к формированию коры. Затем наступила биогенная стадия.

1957 г. Г. Юри (лауреат Нобелевской премии за 1934 г. по химии, открыл дейтерий) предложил гипотезу возникновения Земли. Земля возникла в результате аккреции — слипа-ния холодных твердых тел. От соударений и сжатия Земля разогрелась. Но никогда поверхность Земли не имела температуру выше 900 "С. Отсюда следует, что литосфера никогда не была полностью расплавленной, поэтому Первичный океан возник на ранних стадиях истории Земли.

1.3. Химическая эволюция в Космосе

В начале XX столетия астрономы обнаружили, что галактики разбегаются во все стороны со скоростью 17— 600 км/сек. Это было установлено по "красному смещению" — смещению линий в спектрах галактик в красную часть спектра. Красное смещение объясняется эффектом Допплера: псевдоизменением частоты звучания или частоты излучения при удалении или приближении источника. Американский астроном Э. П. Хаббл установил, что галактики удаляются друг от друга со скоростями, пропорциональными их взаимным расстояниям. Эта закономерность теперь носит название "закона разбегания Хаббла". В соответствии с этим законом, чем дальше друг от Друга находятся галактики, тем быстрее они удаляются друг от друга.

Бельгийский астроном, аббат Ж. Леметр в 1927 г. выдвинул гипотезу для объяснения красного смешения — гипотезу Большого взрыва Первичного атома. Согласно этой гипотезе Вселенная возникла 15—20 миллиардов лет назад. До этого существовал "первичный атом" ("идем", "космическое яйцо"). Он включал все вещество метагалактики, сжатое до размера наперстка, а по мнению некоторых ученых, до шарика, меньшего за головку булавочной иголки. Около 20 млрд. лет назад илем пришел в неустойчивое состояние и произошел "Большой взрыв". Американский физик Стивен Вайнберг описал последующие события в книге "Первые три минуты". После взрыва образовалась догалактическая плазма, температура которой составляла около ста миллиардов градусов по Кельвину. Через миллион лет температура плазмы снизилась до 3—4 тыс. градусов. Остывание плазмы произошло вследствие ее расширения. При такой температуре началось образование химических элементов — объединение электронов и протонов, до этого разделенных тепловым движением. Первыми образовались атомы водорода. Космическое расширение продолжалось. Но теперь уже разлетались холодные водородные облака. Позже эти облака образовали крупные диффузные протозвезды. Гравитационные силы в диффузных протозвездах привели к конденсации — агрегации (самоуплотнению) вещества. Под влиянием гравитации частицы (атомы водорода) устремлялись друг к другу. При этом их кинетическая энер-

гия увеличивалась, что привело к увеличению силы и частоты столкновений. Из-за этого центральная часть протозвезды, где гравитационные силы особенно значительны, разогревалась до нескольких миллионов градусов. При таких температурах скорость атомов водорода возрастает настолько, что при их столкновении происходила термоядерная реакция — слияние легких ядер в более тяжелые. При температуре в 1 млн. градусов Кельвина, в результате ядерных реакций, из водорода образовывались ядра гелия. Рост гравитационного сжатия привел к увеличению плотности ядра протозвезды и, следовательно, к росту температуры. При 10* градусов ядра гелия сливаются и образуются-ядра углерода, кислорода, азота, неона. При температуре 10'° градусов синтезируются ядра железа, никеля. Более тяжелые элементы образуются с поглощением энергии. Таким образом, звезды представляют собой гигантские термоядерные реакторы, через которые прошла большая часть материи Вселенной. Эволюция звезд заканчивается по-разному. Но часто существование звезд прерывается взрывом. Из-за этого во Вселенной много пыли, газовых облаков, метеоритов.

1.4. Возникновение Солнечной системы

Солнце — это малая звезда, образовавшаяся около 6 млрд. лет назад, в которой идет протон - протонная термоядерная реакция: при температуре около 10 млн. градусов синтезируется гелий из водорода. Так как планеты Солнечной системы образованы из более тяжелых, чем гелий, химических элементов, нельзя считать, что они образовались из вещества Солнца, как предполагают некоторые гипотезы. С огромной скоростью мчится Солнце вместе с планетами вокруг галактического центра, совершая один оборот за 180—200 млн. лет. В центре Галактики Млечный Путь есть газо-пылевое облако. Часть его, вероятно, и захватило когда-то Солнце. Возможно, Солнце унаследовало облако взорвавшейся новой или сверхновой звезды в ранний период своего развития. Облако было холодное, содержащее, помимо газов, пыль и более крупные частицы. В результате вращения вокруг Солнца облако уплеталось. На разных расстояниях от Солнца возникли местные очаги неоднородности — центры конденсации, или места образования планет. Состав Юпитера, Сатурна, Урана, Нептуна достаточно хорошо воспроизводит состав первичной туманности: эти планеты состоят, в основном, из водорода, гелия, метана, аммиака и воды. Меркурий, Венера, Земля богаче тяжелыми элементами. Масса планет Солнечной системы составляет 1/100 массы Солнца. Земля формировалась за счет аккреции — процесса, сопровождаемого выделением тепла. Вследствие этого сформировались земное ядро, мантия, кора.

1.5. Первый этап химической эволюции на Земле

Химическая эволюция — это совокупность процессов, протекавших в Космосе и на ранних этапах существования Земли, приведших к

возникновению жизни. На первом этапе образовались литосфера, гидросфера, атмосфера. Литосфера возникла вследствие вулканизма. Ежегодно вулканы выбрасывают на поверхность Земли около 1 км. За время существования Земли, при нынешней активности вулканов, было выброшено такое количество лавы, которой достаточно для образования коры Земли.

Гидросфера также создана вулканами: 3 % массы лавы составляет водяной пар. Пар конденсировался. Это привело к появлению осадков и Первичного океана. Атмосфера образовалась при дегазации лав. Вначале Земля имела первичную атмосферу. Но масса юной Земли оказалась недостаточной для удержания газов, и они улетучивались. Земля увеличила свою массу за счет космической пыли и метеоритов: на Землю ежегодно выпадает 10^7 кг пыли. К тому же Земля, проходя через пылевое облако, могла получать с космической пылью 10" т органического материала. Вторичная атмосфера возникла тоже за счет дегазации лав и состояла из СО, СОз, Нз, НзО, N, МНз. Кислород появился в атмосфере благодаря фотолизу — разложению паров воды в верхних слоях атмосферы солнечными лучами. Позже обогащение атмосферы кислородом шло за счет фотосинтеза. Два с половиной миллиарда лет назад исчезли золото-ураносные конгломераты, которые формируются только в отсутствии кислорода. В тот же период появляются красноцветы, образующиеся только при наличии кислорода.

1.6 Второй этап химической эволюции на Земле

На этом этапе происходило образование низкомолекулярных органических соединений (аминокислот, спиртов, углеводов, органических кислот). Жизнь на Земле основана на углеродистых соединениях. Почему именно углерод стал основой жизни? Во-первых, потому, что углерод образует соединения в виде крупных молекулярных цепочек. Во-вторых, углеродистые соединения взаимодействуют медленно. В-третьих, углерод образует сложные соединения с особой структурой, существенной для протекания важнейших жизненных процессов.

Химическая эволюция началась задолго до возникновения Земли — она началась в Космосе. В межзвездном пространстве обнаружено более 50 органических соединений. В Космосе обычен формальдегид, окись углерода, вода, аммиак, цианистый водород. Эти вещества, как показали эксперименты, могут быть предшественниками аминокислот и других органических соединений. Во внеземном пространстве обнаружены углеводороды, альдегиды, эфиры, аминокислоты, нуклеотиды, ароматические соединения. Обнаружено вещество, имеющее в своем составе 18 атомов углерода. Синтез примитивных углеводородов, начавшийся в Космосе, продолжался во время формирования Солнечной системы и Земли.

Предположения о процессах второго этапа химической эволюции имеют экспериментальное подтверждение. В 1850 г. немецкий химик А. Штеккер осуществил химический синтез аминокислот из аммиака, альдегидов, синиль-

ной кислоты. В 1861 г. А. М. Бутлеров, нагревая формальдегид в крепком щелочном растворе, получил смесь Сахаров. Д. И. Менделеев получал углеводы, подвергая карбиды действию водяного пара. Студент Чикагского университета С. Л. Миллер в 1953 г. для дипломной работы, выполненной под руководством С. Фокса, собрал специальный аппарат для проверки возможности абиогенетического синтеза органических соединений. В этом герметическом приборе в течение недели по замкнутой схеме циркулировала смесь газов, которые, по общему мнению, наиболее вероятно содержались в ранней атмосфере Земли: CH4, H, NH?. Кипящая вода - источник водяного пара — и холодильник поддерживали циркуляцию газовой смеси. В приборе непрерывно пропускали искры при напряжении 60 тыс. вольт. После этого воду подвергли хроматографическому и химическому анализу Было обнаружено 6 аминокислот (глицин, аланин, аспаргиновая и глутаминовая кислоты и др.), мочевину, молочную, янтарную, уксусную кислоты. Всего было обнаружено 11 органических кислот.

В том, что абиогенетический синтез органики возможен, убеждает такой факт: одно извержение вулкана в настоящее время сопровождается выбросом до 15 т органического вещества. К тому же Земля, проходя через пылевое облако, могла получать с космической пылью 10^8 т органического материала. Все это, предположительно, могло создать тот "бульон", о котором писали А. Опарин и Дж. Холдейн.

1.7 Третий этап химической эволюции на Земле

На этом этапе происходило образование сложных органических соединений: полисахаридов, полипептидов, по-линуклеотидов, липидов, липопротеинов. Образование этих полимерных молекул шло путем полимеризации микромолекул. Экспериментальных подтверждений такого процесса немного. С. Фоке нагревал смесь аминокислот до 150— 200 "С, и они полимеризовались в какие-то простые белки. Еще более эффектные результаты он получил в опытах на раскаленной лаве. В горячей воде возникшие белки образовывали мельчайшие капельки - микросферы. Голландские ученые получили карбоксильные группы кислот, аминогруппы, мочевину в гелиевом криостате, имитирующем космические условия. Молекулы цианистого водорода под действием ультрафиолетового излучения полимеризуются в молекулу аденина. Формальдегид под действием ультрафиолетовых лучей дает пентозу (пентозы сахара входят п состав ДНК и РНК). Под влиянием ультрафиолетового излучения рибоза соединяется с аденином - нуклеотиды ДНК и РНК имеют в своем составе азотистое соединение аденин. Из аденина, рибозы, фосфата под влиянием ультрафиолетового излучения возникают АМФ, АДФ,АТФ.

Третий этап химической эволюции часто называют эпохой протожизни.

1.8 Четвертый этап химической эволюции на Земле

Четвертый этап - это эпоха протобионтов — примитивных существ, которые питались готовыми органическими веществами, синтезированными в ходе предыдущих этапов. Это примитивные гетеротрофы, питающиеся "первичным бульоном". Это эпоха опаринских коацерватов. Совершенствование пробионтов предбиологическим отбором привело к возникновению организмов

1.9. Возражения против гипотезы Опарина

1. Коацерваты А. И. Опарин получал из полимеров биологического происхождения.
2. Метан первичной атмосферы в первичном бульоне под действием жесткого ультрафиолетового излучения превратился бы в слой нефти.
3. Аммиак быстро растворился бы в воде.
4. Основной запас аммиака разрушился бы под действием ультрафиолетового излучения.
5. Концентрация полипептидов и полинуклеотидов в океане не может быть большой, ибо они быстро гидро-лизуются после образования, а реакция полимеризации идет в кислой среде.
6. Ультрафиолет индуцирует не столько синтез, сколько распад органики.
7. Представление о "первичном густом бульоне" противоречит законам термодинамики.
8. Выяснилось, что атмосфера Земли никогда не имела восстановительных свойств, как того требуют абиогенетические гипотезы. Это связано с тем, что аммиак быстро растворяется в воде, а метановодородная атмосфера неустойчива. Сам же водород быстро бы улетел в космическое пространство.

1.10. Гипотеза Гольданского

1. Образование и накопление различных органических биополимеров.
2. Разрушение зеркальной симметрии в "первичном бульоне" и формирование хирально чистой органической среды: сохранение только левовращаюших аминокислот и только правовращающих Сахаров.
3. Образование коротких цепочек РНК и ДНК. Синтез простейших полипептидов. Возникновение простейших полипептидов и биополимерных систем, способных к самовоспроизведению. Возникновение жизни.

1.11. Современное представление о сущности жизни

Большой вклад в выяснение сущности жизни сделал Ф. Энгельс, который рассматривал жизнь как особую форму движения материи. "Жизнь есть способ существования белковых тел, и этот способ существования состоит по своему

существу в постоянном самообновлении химических составных частей этих тел" (Анти-Дюринг). "Жизнь есть способ существования белковых тел, существенным моментом которого является постоянный обмен веществ с окружающей их внешней природой" (Диалектика природы). До настоящего времени нет точного всеобъемлющего определения жизни. Ниже даны определения этого явления, которые подчеркивают те или иные стороны жизни.

А. И. Опарин: "Жизнь — одна из высших форм движения и организации материи".

Б. М. Кедров (философ): "Жизнь есть способ существования биополимеров и прежде всего белков и нуклеиновых кислот".

Вильштеттер (физиолог): "Жизнь — строго упорядоченные взаимодействия ферментных систем".

А. Н. Колмогоров (математик): "Живые системы — это системы, через которые текут непрерывные потоки вещества, энергии, информации и которые способны воспринимать, хранить и перерабатывать информацию".

Л. Полинг (биохимик): "Жизнь - это не свойство какой-либо молекулы, а скорее результат взаимодействия между молекулами".

В. И. Гольданский: "Жизнь есть форма существования биополимерных тел (систем), способных к саморепликации в условиях постоянного обмена веществом и энергией с окружающей средой".

Жизнь настолько сложное явление, что поддается определению лишь в самых общих чертах. Развитие биологии в XX веке позволяет заключить, что жизнь — это совокупность следующих особенностей: структурная организация (органоиды клетки), сочетание потоков материи, энергии и информации, упорядоченность в пространстве (молекулярный, клеточный, тканевой и др. уровни), упорядоченность во времени (очередность протекания этапов обмена веществ).

1.12. Основные свойства жизни

1. Способность к самовоспроизведению.
2. Способность к образованию ограниченного пространства.
3. Способность к синтезу длинных гетерополимеров путем матричного синтеза.
4. Наличие биологической — генетической — информации в виде нуклеиновых кислот.
5. Обмен веществ.
6. Дискретность.
7. Рост.
8. Развитие.
9. Гомеостаз.
10. Раздражимость.
11. Движение.
12. Хиральность.

13. Конвариантная редупликация.

Глава 2. Филогения растений и животных

2.1. Терминология

Автотрофы *(грен, аутос — сам и трофе — пища*) — организмы, которые синтезируют органические соединения из неорганических, используя энергию Солнца (гелиотро-фы) или энергию, освобождающуюся при химических реакциях (хемотрофы).

Акантоды *(греч. акантос — колючка)* — класс вымерших палеозойских рыб, которые существовали с позднего силура до ранней перми. Это были акулоподобные рыбы, плавники которых имели колючие шипы.

Архегониальные растения — архегониаты, группа растений, которые имеют женский половой орган архе-гоний *(мохообразные, папоротникообразные, голосеменные).*

Архегоний (*греч. архе — начало и гоне — материнская утроба*) — женский половой орган мохоподобных, папоротникообразных и голосеменных. Колбообразная структура, в расширенной части которой находится яйцеклетка, а в суженой — канальцевые клетки, которые при созревании архегония разрушаются, ослизняются и открывают канал архегония для микрогамет.

Бесчерепные — подтип примитивных животных и типе хордовых. В отличие от черепных (позвоночных) не имеет черепа и головного мозга. Относится один класс (головохордовые — ланцетники).

Бесчелюстные — энтобранхиаты, позвоночные, которые не имеют истинных челюстей и парных конечностей. К бесчелюстным, помимо вымерших классов, относится класс круглоротых (миноги и миксины).

Беннеттиты (от фамилии английского ботаника Дж. Беннетта) — порядок ископаемых голосеменных растений мезозойской эры. Существовали с пермского по меловой период мезозоя. Внешне напоминали саговников. Имели "цветки" — двуполые стробилы, которые располагались в пазухах листьев. Древовидные формы со стволами овальной или почти шаровидной формы, покрытыми панцирем из черешков листьев.

Высшие растения — листостебельные растения, растения, имеющие стебли и корни. Делятся на споровые и семенные.

Гаметангий *(греч. гамете — жена, гаметес — муж и ангеион — сосуд)* — одноклеточный или многоклеточный орган водорослей и грибов, в котором образуются гаметы.

Гаметофит (*греч. гамете — жена и фитон — растение*) - половое гаплоидное поколение, которое образует гаметы.

Гаплоид (*греч. гаплос — одинокий и эйдос — вид, внешность*) - организм, клетки которого имеют набор непарных хромосом.

Гетеротрофы (греч. гетерос — другой и трофе — пища, питание) — организмы, которые синтезируют свои органические вещества из чужих органических соединений.

Гинговые *(кит. ин-гинг — серебристый абрикос*) — голосеменные двудомные растения, которые имеют редуцированные спорофиллы в однополых стробилах. Известны с перми, достигли расцвета в юре. Ныне

существует единственный вид— палеореликт.

Гликокаликс *(греч. гликс — сладкий и лат. каллум — толстая кожа)* — внешний слой клеточной оболочки животных клеток, образованный белками и полисахаридами.

Гнетовые (малайское гнемон) — двудомные голосеменные растения, тропические деревья и лианы с широкими супротивными листьями. Относятся гнетум, эфедра, вельвичия.

Голосеменные — гимноспермы, пинофиты, отдел высших семенных растений, которые имеют семенные зачатки (макроспорангии) и семена, расположенные открыто на плодолистах (спорофиллах). Мегаспорофиллы с семязачатками и микроспорофиллы с пыльниками собраны в шишки.

Диплоид *(грен, диплоос — удвоенный и эидос - вид*) — организм, клетки которого имеют парные хромосомы.

Диффузия *(лат. диффузио — распространение*) — взаимное проникновение веществ, обусловленное тепловым движением их молекул.

Жизненный цикл - цикл развития, совокупность стадий развития организма между двумя однозначными

стадиями.

Каламиты *(греч. каламос — тростник*) — ископаемые

хвощевидные растения высотой до 10-12 м.

Кордаиты — вымершие древесные голосеменные растения, имевшие ланцетовидные или кинжаловидные листья.

Корка — третичная покровная ткань, комплекс мертвых тканей на поверхности стебла многолетних растений. Мегаспора (*греч. мегас — большой и спора — семя)* — макроспора, крупная спора у разноспоровых высших растений. Развиваются в мегаспорангиях, которые расположены на мегаспорофиллах (видоизмененных листьях). Имеют гаплоидный набор хромосом. При проростании мегаспоры образуется женский заросток, на котором развиваются архегонии.

Мегаспорангии *(греч. мегас — большой + спора — семя и ангеион — сосуд)* — органы, в которых путем мейоза образуются мегаспоры.

Мегаспорофилл *(греч. мегас — большой + спора — семя и филлон — листок)* — видоизмененный листок, на котором образуются мегаспорангии.

Микроспора *(греч. макрос — малый и спора — семя)* — мелкая спора у разноспоровых высших растений. Образуются в микроспорангиях в процессе мейоза. Имеют гаплоидный набор хромосом. Проростают в мужской заросток.

Муреины — пептидогликаны, опорные полимеры клеточной стенки бактерий, имеющие сетчатую структуру и образующие жесткий каркас. В молекуле муреина продольные полисахаридные цепочки соединены пептидными мостиками.

Мутуализм (*лат. мутуус — взаимный)* — один из видов симбиоза, постоянное взаимовыгодное сожительство организмов разных видов.

Органеллы *(греч. органон — инструмент)* — части тела простейших организмов, выполняющие специфические функции (реснички, жгутики, вакуоли).

Органоиды (*греч. органон — инструмент и эйдос — вид)* — структуры, которые постоянно присутствуют в клетке и выполняют определенные жизненные функции (митохондрии, пластиды, рибосомы, центриоли и т. д.).

Панцирные рыбы — плакодермы, пластинокожие, класс вымерших рыб. Известны из верхнего силура - позднего девона всех материков. Длина тела до 6 м. Голова и передняя часть туловища были гюкрыты костным панцирем из отдельных пластин. Близки к акуловым рыбам.

Псилофитовые — риниофиты, проптеридофиты, отдел вымерших древнейших высших растений. Известны с силура до верхнего девона. Не имели ни листьев, ни корней.

Риниофиты — псилофиты.

Рипидистии — отряд вымерших кистеперых рыб. Имели парные плавники в виде мясистых лопастей со специфическим скелетом внутри.

Разноспоровость — гетероспория, образование высшими растениями разных по размеру и функциям спор (мегаспор и микроспор), из которых развиваются мужские (микрогаметофиты) и женские (макрогаметофиты) заростки.

Саговниковые — саговники, цикадопсиды, класс голосеменных растений. Вечнозеленые двудомные древовидные растения с колоновидным, клубневидным или бочонковидным стволом. Стволы увенчаны пучком перистых листьев.

Симбиоз *(греч. симбиозис — сожительство*) — сожительство разных видов.

Спорангий (греч. спора — семя и ангеион — сосуд, вместилище) — одноклеточный или многоклеточный орган, в котором образуются споры.

Споровые растения — низшие и высшие растения, размножающиеся спорами (водоросли, грибы, лишайники, моховидные, хвощи, плауны, папоротники, ряд ископаемых растений).

Спорофилл *(греч. спора - семя и филлон — лист)* -видоизмененный лист папоротников, хвощей, плаунов и Других высших споровых растений, несущих спорангии или гомологичные им образования.

Спорофит *(греч. спора и фитон — растение*) — бесполое диплоидное поколение у растений с чередованием

поколений.

Стегоцефалы *(греч. стеге — крыша и кефале — голова)* — панцирноголовые, крышечерепные амфибии, название для древней сборной группы палеозойских земноводных, имевших сплошной костный панцирь, покрывавший череп. К стегоцефалам относят лабиринтодонтов, батрахозавров, лептоспондили.

Ткань — совокупность клеток и внеклеточных элементов, сходных по происхождению, строению, функциям.

Флоэма (*греч. флоис — кора*) — проводящая ткань высших растений, которая обеспечивает транспорт органических веществ от листьев к местам потребления. Состоит из ситовидных трубок, клеток-спутниц и лубяных волокон.

Хорда (*греч. хорда — струна)* — спинная струна, первичный осевой скелет хордовых. Имеет вид эластичного, пружинистого, нерасчлененного тяжа.

Хрящевые рыбы — класс позвоночных животных из надкласса рыб. Имеют хрящевой скелет (акулы и скаты).

Цианобактерии *(греч. кианос — лазурный и бакте-риа — палочка*) — цианеи, сине-зеленые водоросли, фото-трофные прокариотические организмы. Имеют хлорофилл о, а в клеточной стенке — муреин.

Черепные — подтип хордовых, позвоночные. Около 50 тыс. современных видов, которые относят к 7 классам: круглоротые, хрящевые рыбы, костные рыбы, амфибии (земноводные), рептилии, птицы, млекопитающие.

Челюстноротые — группа позвоночных животных, объединяющая хрящевых рыб, костных рыб, земноводных, пресмыкающихся, птиц и млекопитающих.

Эпидерма *(грес. эпи — над и дерма — кожа*) — эпидермис, покровная ткань.

2.2. Прокариотические организмы

Прокариоты — это доядерные организмы, организмы, не имеющие оформленного ядра. К прокариотам относятся бактерии и цианобактерии (цианеи, сине-зеленые водоросли). Характерные признаки прокариот: 1. Имеется гонофор — структура из ДНК и РНК, закрепленная на клеточной мембране. 2. ДНК в виде кольца. Место расположения ДНК в цитоплазме называется нуклеоид. 3. Митоза нет, после удвоения гонофора его копии расходятся, увлекаемые растущей клеточной мембраной. 4. Нет митохондрий, лизосом, центриолей, хлоропластов, комплекса Гольджи. 5. Рибосомы есть, но они мельче, чем у эукариот. 5. Основной компонент клеточной стенки — пептидо-гликан муреин.

2.3. Эукариоты и их происхождение

Эукариотические организмы — это организмы, имеющие оформленное ядро. К эукариотам относятся грибы, растения, животные. Различия между прокариотами и эукарио-тами столь кардинальны, что их относят к разным надцар-ствам живой природы.

Для эукариот характерны такие признаки:

1. ДНК линейная. 2. ДНК всегда в комплексе с белками гистонами (ДНП). 3. ДНК входит в состав хромосом. 4. Имеются органоиды. 5. Рибосомы

крупнее прокариоти-ческих. 6. Есть митоз. 7. Есть мейоз. 8. Есть гаметы.

Гипотезы возникновения жизни на Земле не внесли ясности в вопрос о возникновении клетки. О происхождении прокариотических клеток нет никаких гипотез, правдоподобно описывающих их возникновение. Что касается происхождения клеток эукариот, то по этой проблеме существует две точки зрения. Согласно первой гипотезе, все клеточные органоиды ведут свое происхождение от плазма-леммы: они образовались путем впячивания отдельных участков и последующей дифференциации и специализации. Л. Моргулис предложила СЭТ-теорию — теорию серии эндосимбиогенезов (сериальная эндосимбиогенетическая теория). Согласно СЭТ-теории, становление клетки эукариот происходило в несколько этапов на основе симбиоза (мутуализма).

В результате адаптивной радиации прокариот - их экологической дифференцировки — возникло колоссальное разнообразие этих организмов. Появились бактерии хемосинтетики, фотосинтетики, аэробы (грам-отрицательные бактерии, имеющие цикл Кребса), анаэробы.

Базой для эндосимбиоза послужили микоплазмопо-добные прокариоты, которые могли сбраживать глюкозу до двух- и трехуглсродных конечных продуктов, т. к. они обладали метаболическим путем Эмбдена-Мейергофа-Парнаса. На первом этапе эндосимбиогенеза аэробные палочковидные прокариоты были захвачены, но не переварены микоплазмоподобными прокариотами. Прокариоты не способны к фагоцитозу, но микоплазмы имеют только плазмалемму и поэтому - изменчивую форму тела. Благодаря обладанию эндосимбионтов циклом трикарбо-новых кислот (циклом Кребса) они стали промитохоп-дриями, а затем митохондриями. На втором этапе эндосимбиогенеза возникший дигеномыый организм вступил в постоянный контакт с бактериями спирохетами, точнее, спироплазмами. Со временем они превратились в жгуты эукариотических клеток. Ядерная оболочка появилась как защита от богатых ферментами эндосимбионтов — митохондрий. Возникшая эукариотическая клетка стала исходной для животных и грибов. Становление растительной клетки произошло в три этапа. Тригеномный организм вступил в симбиоз с цианобактериями, которые со временем превратились в хлоропласты.

Доказательства в пользу СЭТ-гипотезы: наличие у митохондрий и пластид двойной оболочки (собственной и ва-куолярной), наличие собственной кольцевой - прокариотической ДНК, наличие мелких прокариотических рибосом, независимый от ядра ритм размножения митохондрий и пластид.

2.4. Происхождение водорослей

К водорослям относятся низшие одноклеточные и многоклеточные растения. Различают 12 отделов водорослей: пирофитовые, криптофитовые, золотистые, диатомовые, желто-зеленые, бурые, красные, эвгленовые, харовые, прохлорофитовые, зеленые. Происхождение и ход эволюции водорослей

еще не выяснены. Предполагается существование в докембрии минимум трех групп фото-трофных прокариот, использовавших в качестве донора электронов воду. 1. Цианобактерии, содержащие, как и хлоропласты, хлорофилл а и выделяющие при фотосинтезе кислород. 2. Зеленые прокариоты, обладающие хлорофиллом Ь. Предполагается, что они дали начало пластидам зеленых водорослей и эвгленовых. 3. Желтые прокариоты, обладавшие хлорофиллом с, дали начало пластидам дино-флагеллат, золотистых, диатомовых, бурых водорослей.

Возникновение эукариотических водорослей представляют как результат ряда эндосимбиозов между прокариотами. Пластиды зеленых и красных водорослей есть результат симбиоза фаготрофных эукариот и фототрофных прокариот. Поэтому их пластиды имеют внутреннюю оболочку (прокариотическую клеточную мембрану) и внешнюю (мембрану вакуоли).

Зеленые и красные водоросли появились около 3 млрд. лет назад. Вначале появились одноклеточные, а затем -колониальные водоросли. Около миллиарда лет назад появились многоклеточные водоросли. Среди зеленых водорослей сохранились формы, ряд которых дает представление об усложнении организации при возникновении многоклеточности у растений: хламидомонада (1-клеточная), гониум (4-клеточная), стефаносфера (8-клеточная), пандорина (16-клеточная), эудорина (32-клеточная), вольвокс (40 тыс. клеток соматических и генеративных).

2.5. Основные черты эволюции водорослей

1. Дифференциация тела на специализированные части.
2. Появление тканей.
3. Появление у бурых водорослей проводящих тканей, но настоящей ксилемы и флоэмы у них нет.
4. Усложнение полового процесса: появление гаметангиев — органов, в которых формируются гаметы.
5. Возникновение основных типов жизненного цикла: гаплоидного, гаплодиплоидного и диплоидного.

2.6. Происхождение и филогенетические связи высших растений

Большинство исследователей считает, что высшие растения произошли от зеленых водорослей. По многим ультраструктурным и биохимическим признакам высшие растения очень близки именно к зеленым водорослям. Запасное вещество в обеих группах — крахмал, хлорофилл а и Ь — есть и у зеленых водорослей, и у высших растений. Клеточная стенка у обеих групп из пектина и целлюлозы. Последовательность форм при возникновении высших растений могла быть такой: хламидомонадовые → хлорококковые → ульотрикс —> хетоновые → риниофиты.

В начале кембрия (около 600 млн. лет назад) от каких-то предковых зеленых водорослей дивергировали предковые сосудистые и мхи. Мохообразные — слепая ветвь высших растений. От них никто не произошел. Мхи произошли от водорослей, у которых гаметофит преобладает над спорофитом. В жизненном цикле мхов есть стадия зеленой нити — протонема. Это рекапитуляция предковой стадии -стадии нитчатой зеленой водоросли. Риниофиты — древнейшие наземные растения. Они появились в ордовике. В силуре произошла адаптивная радиация: от риниофит дивергировали тримерофиты и зостерофиты. В девоне зостерофиты дали начало плаунам, а тримерофиты - споровым папоротникам (прогимноспермам - предголосеменным) и хвощам. В девоне же от предголосеменных ответвились первичные голосеменные — птеридоспермы (семенные папоротники). В конце девона прогимноспер-мы дали начало кордаитам, от которых в конце карбона произошли хвойные.

В верхнем карбоне семенные папоротники (птеридоспермы) дали саговниковых. В нижней перми птеридоспермы дали беннеттитовых, а в верхней перми — гинк-говых. Птеридоспермовые, саговниковые, беннеттитовые, гинкговые, а также гнетовые, и кейтониевые, и хвойные включают в отдел голосеменных в качестве классов.

В пермский период от семенных папоротников или в триасе от беннеттитовых дивергировали цветковые, или покрытосеменные. В меловой период произошла дивергенция цветковых на однодольные и двудольные.

2.7. Основные черты эволюции растений

1. Переход от гаплоидности к диплоидности, от доминирования гаметофита к доминированию спорофита.
2. Освобождение полового размножения от воды. Это открыло путь на сушу.
3. Дифференциация тела на корень, стебель, лист при переходе к наземному существованию.
4. Развитие проводящей системы (ксилемы и флоэмы).
5. Совершенствование механической системы.
6. Совершенствование покровной системы, появление эпидермы, перидермы, кутикулы, корки.
7. Специализация опыления.
8. Специализация распространения семян и плодов.
9. Усиление защиты зародыша от неблагоприятных условий.
10. Появление разноспоровости.

2.8. Отличия растительной клетки от клетки животных

1. Растительная клетка имеет в клеточной оболочке клеточную стенку, а животная клетка ее не имеет.
2. Животные клетки имеют гликокаликс.
3. Животные клетки имеют центриоли. Среди растений центриоли имеются только у водорослей.
4. Дочерние клетки после деления ядра отделяются у животных перетяжкой, у растений — перегородкой.
5. Запасной углевод у растений — крахмал, а у животных — гликоген.
6. Растительные клетки способны к фотосинтезу, животные — гетеротрофы.
7. Растительные клетки имеют пластиды.
8. Растительные клетки имеют в клеточной оболочке целлюлозу.
9. Растительные клетки имеют центральную вакуоль.
10. Животные клетки могут иметь органеллы (реснички и жгутики).

2.9. Филогения простейших

Простейшие — довольно сложные организмы. Они сформировались в процессе длительной эволюции. Первыми, вероятно, появились гетеротрофные моноэнергид-ные эукариоты. Их потомками являются саркомастиго-форы. На близость саркодовых и жгутиконосцев указывает способность некоторых жгутиковых образовывать псевдоподии, а некоторых саркодовых - жгуты. К тому же есть отряд жгутиконосцев — корнежгутиковые, которые имеют одновременно и жгуты, и псевдоподии. От саркодовых и жгутиковых независимо друг от друга произошли книдо-споридии (микроспоридии) и другие отряды споровиков. Строение инфузорий свидетельствует об их родстве со жгутиковыми. Колониальные гетеротрофные жгутиконосцы дали предков многоклеточных.

2.10. Отличия клеток простейших от клеток многоклеточных организмов

1. Клетка одноклеточного организма экологически, этологически и физиологически является самостоятельным организмом.
2. Форма клеток в многоклеточном организме разнообразнее.
3. У одноклеточных организмов встречается дуализм ядер (у инфузории парамеции-туфельки есть макронуклеус и микронуклеус).
4. У одноклеточных может быть много ядер.
5. Клетки одноклеточных способны к инциcтированию.
6. Клетки одноклеточных не дифференцированы.

7. Клетки простейших не специализированы.
8. Митоз у одноклеточных разнообразнее.
9. У простейших многообразнее жизненные циклы.
10. В клетках многоклеточных нет пульсирующих вакуолей.
11. В клетках многоклеточных нет пищеварительных вакуолей.
12. В колониях простейших клетки не интегрированы.

2.11. Гипотезы колониального происхождения многоклеточных

Существует много гипотез происхождения многоклеточных. Наиболее обоснованные из них — гипотезы колониального происхождения, а именно гипотеза гастреи и гипотеза фагоцителлы.

Гипотеза гастреи предложена в 1872 г. Эрнстом Гекке-лем. Согласно этой гипотезе, вначале существовала цитула - амебообразный организм, который рекапитулируется яйцеклеткой. Позже из группы цитул возникла морея — колония одинаковых клеток. Морею в эмбриогенезе рекапитулирует эмбриональная стадия морула. Из морей возникла бластея — полый шарообразный организм, который рекапитулируется эмбриональной стадией — бластулой. Впячивание стенки бластеи внутрь бластулы привело к образованию гастреи. Гастрея — гипотетическая двухслойная предковая форма, имевшая наружный эктодермаль-ный слой, первичную энтодермальную кишку и первичный рот. Гастрею рекапитулирует гаструла. Гастрея вымерла, но все произошедшие от нее многоклеточные животные рекапитулируют - повторяют ее в виде стадии эмбрионального развития — гаструлы.

Гипотеза фагоцителлы была предложена И. И. Мечниковым в 1886 г. Согласно этой гипотезе первичные многоклеточные были шаровидными. Питание фагоцителлы происходило путем фагоцитоза. Внутриклеточное пищеварение примитивнее полостного, которое приписывают гастрее. Нагруженные пищей клетки уходили в глубь тела, а глубинные выходили на поверхность. Таким образом, по Мечникову, у первичных многоклеточных организмов вначале возникли временные — факультативные — физиологические слои тела. В ходе дальнейшей эволюции эти слои стали постоянными. Возник организм, имеющий наружный слой (кинобласт) и внутренний (фагоцитобласт). Этот гипотетический организм Мечников назвал фагоцителлой. К таким выводам Мечников пришел после изучения эмбриогенеза медуз. Оказалось, что энтодерма у кишечнополостных образуется не впячиванием, а путем иммиграции. Но именно у них, имеющих и во взрослом состоянии гаструлообразное строение, должна быть инвагинация, а не иммиграция. Академик А. В. Иванов предложил свою гипотезу возникновения многоклеточных животных — своеобразный синтез двух предыдущих (1968).

2.12. Филогения беспозвоночных

Фагоцителла в процессе эволюции эволюировала в гас-трею, от которой произошли обособленными ветвями стрекательные кишечнополостные и гребневики. От фагоци-теллы произошли также бескишечные турбеллярии — плоские черви. Бескишечные турбеллярии - самый примитивный отряд ресничных червей. Они по строению представляют собой иллюстрацию к гипотезе Мечникова. От этих потомков фагоцителлы произошли остальные от-ряды турбеллярии. Турбеллярии, в свою очередь, дали начало паразитическим плоским червям, а также круглым червям и намертинам. От плоских же червей произошли процеломические животные — гипотетические предки всех целомических животных. Олигомерные кольчецы дали начало моллюскам, а полимерные — членистоногим. Сходство в развитии кольчатых червей и членистоногих настолько велико, что Ж. Кювье объединял их в один тип - членистые.

Все беспозвоночные, начиная с плоских червей, делятся на первичноротых и вторичноротых. К вторичноротым относят иглокожих, погонофор, хордовых.

2.13. Филогения хордовых

Предками хордовых считают гипотетических первич-нохордовых, близких к полухордовым. От них произошли оболочники и бесчерепные. Дивергенция этих групп произошла в кембрии — более 500 млн. лет назад. Тогда же появились первичные черепные. В ордовике (500—440 млн. лет назад) от первичных черепных ответвились бесчелюстные — предки щитковых (вымерли в конце девонского периода) и круглоротые. В ордовике первичночерепные дали челюстноротых, которые в силуре (440—400 млн. лет назад) дали начало панцирным рыбам (плакодермам), возможным предкам хрящевых рыб. Челюстноротые дали начало акантодам, от которых в конце силура дивергировали костные и, возможно, хрящевые рыбы. Позвоночные развивались в пресных водоемах. Сопротивление течению воды обусловило появление метамерии, на месте хорды — более плотного скелета — позвоночника, а также конечностей и черепа. В девоне (400—350 млн. лет назад) уже были все подклассы рыб: хрящевые, костнохрящевые, костные, двоякодышащие, кистеперые. Девон называют веком рыб.

От кистеперых (рипидистий) произошли стегоцефалы

- панцирноголовые амфибии, давшие предков хвостатых и бесхвостых амфибий, а также предков рептилий. Карбон
- "век амфибий". Почти 75 млн. лет господствовали амфибии на суше.

В карбоне появились котилозавры — древнейшие пресмыкающиеся, потомки стегоцефалов. В процессе эволюции котилозавры дали тероморфных звероподобных рептилий (предковтериодонтов — зверозубых рептилий, пред-ков млекопитающих), архозавров (предков динозавров, птерозавров, крокодилов, птиц), эозухий (предков гатте-РИИ, ящериц, змей) и черепах.

Птицы — потомки древних рептилий (архозавров-орнитозухий), произошедших от котилозавров. Псевдозухии передвигались на задних ногах. Некоторые из них обитали на деревьях и могли планировать в воздухе. Ближайшие родственники птиц — крокодилы и динозавры.

Млекопитающие произошли от древних примитивных рептилий — зверозубых ящеров (териодонтов). Раннее ответвление млекопитающих — однопроходные, яйцекладущие млекопитающие (ехидна, утконос). Предками сумчатых и плацентарных млекопитающих были вымершие цинодонты — зверозубые рептилии с трехбугорчатыми зубами. Древнейшим отрядом плацентарных являются насекомоядные. От этого отряда в результате адаптивной радиации появились отряды приматов, грызунов, рукокрылых, древних хищников. От последних произошли современные хищные, ластоногие, китообразные и примитивные копытные.

Приматы в своем происхождении связаны с древними насекомоядными, обитавшими на деревьях.

Глава 3. Антропогенез

3.1. Хронография

Собственное происхождение всегда интересовало людей.

Шумерская легенда (третье тысячелетие до н. э.): люди возникли из глины подобными богам и для служения богам.

Библия. Бытие. 1, 26. "И сотворил Бог человека по образу своему, по образу Божию сотворил его, мужчину и женщину сотворил их".

В Древнем Египте верили, что бог Хнум вылепил первых людей на гончарном круге.

В Древней Греции считалось, что бог Зевс вылепил людей тоже из глины (парафраз египетской легенды), а богиня мудрости Афина вдохнула в них жизнь.

Но уже в "Аюрведе" (первое тысячелетие до н. э.) утверждалось, что человек произошел от обезьян 18 млн. лет назад.

Анаксагор (500—428 до н. э.) считал, что человек есть разумнейшее из животных потому, что он имеет руки.

Аристотель определил место человека в животном мире по такому комплексу особенностей, качественно отличающих человека от животных: двуногое хождение, большой по отношению к величине тела мозг, способность к речи и мышлению. "Человек — животное общественное", — считал Аристотель.

XVIII столетие.

Карл фон Линней признавал божественное творение человека, но этот создатель первой научной классификации органического мира отнес человека к отряду приматов - "первенствующих". В этот же отряд Линней включил полуобезьян, обезьян и летучих мышей.

Ж. Б. Ламарк создал гипотезу об историческом развитии человека (1809), которую активно эксплуатировали многие из позднейших авторов. Люди произошли от высших "четвероруких обезьян" путем постепенного превращения в течение длительного времени. Далекие предки человека перешли от жизни на деревьях к наземному существованию. Положение их тела стало вертикальным. Произошла перестройка органов и систем органов, в том числе черепа и челюстей. Сформировались двурукие существа, которые вели стадный образ жизни. В группах возникла необходимость в общении между членами группы. Вначале общение осуществлялось с помощью мимики, жестов, возгласов. Постепенно возникла членораздельная речь, а затем — умственная деятельность, психика. Ламарк подчеркивал важное значение руки в становлении человека. Он указывал, что развитие тела человека подчиняется тем же законам, по которым развиваются и другие живые существа.

1871 г. Ч. Дарвин издал книгу "Происхождение человека и половой отбор". В ней он изложил свой взгляд на происхождение человека. По мнению Дарвина, человек не результат творения, а результат исторического развития

животного мира. Дарвин первым высказал мнение о том, что ближайшими предками человека были обезьяны, жившие в третичном периоде. Дарвин сделал попытку определить место появления человека. Он исходил из того, что ныне живущие в какой-либо области млекопитающие весьма сходны с вымершими видами той же области. В Африке ныне обитают гориллы и шимпанзе — виды, очень близкие к человеку. Поэтому Дарвин предположил, что и наши древние вымершие предки обитали в Африке. Это предположение подтвердилось в 20 веке. Уникальность человека, по Дарвину, прежде всего в его хождении на двух ногах и в использовании освободившимися руками орудий собственного изготовления. Дарвин убедительно доказал тесное родство человека с ныне живущими обезьянами. В то же время Дарвин считал, что ни одна современная человекообразная обезьяна не может быть предком человека.

1896 г. Опубликована работа Ф. Энгельса "Роль труда в процессе превращения обезьяны в человека". Работа писалась в 1871—73 гг., вероятно, под влиянием работы Дарвина. Труд создал человека. Предки человека - стадные человекообразные обезьяны, имевшие общественные инстинкты. Переход от лесного образа жизни к ходьбе по земле привел к вертикальной походке. Это был важный шаг к очеловечиванию обезьян. Благодаря прямохождению руки освободились и стали выполнять другие функции. Прошли сотни тысяч лет, прежде чем рука обезьяноподобного предка превратилась в руку человека. Рука — не только орган труда, но и продукт труда. С развитием руки и труда возникла возможность освободиться от господства природы. Развитие труда вело к более тесному сближению членов первобытного стада. Участились случаи взаимной помощи и взаимной поддержки при охоте и защите от врагов. Стадо со временем превратилось в общество. У членов общества возникла потребность что-то сказать друг другу. Глотка постепенно усложнилась и превратилась в орган речи. То есть речь возникла в связи с трудом и трудовыми взаимоотношениями. Развитие труда и речи стимулировало развитие головного мозга и органов чувств. Возникло сознание — способность к умозаключениям. Критерий человека - способность изготовлять орудия. Питание мясной пищей повлияло на тело, на развитие мозга. Результатом употребления мясной пищи было применение огня и приручение животных. Изменение климата, переход человека в холодные местности потребовало одежду и жилье.

3.2. Положение человека в животном мире (классификация человека)

Царство: Животные, тип: Хордовые, подтип: Позвоночные, класс: Млекопитающие, подкласс: Высшие звери, отряд: Приматы, подотряд: Узконосые обезьяны, семейство: Люди, род: Человек, вид: Человек разумный.

3.3. Сходство эмбриогенеза человека и животных

1. Развитие начинается с оплодотворения.
2. Возникшая зигота дробится.
3. Образуются стадии: морула, бластула, гаструла.
4. Ткани образуются из эктодермы, энтодермы, мезодермы.
5. Закладываются жаберные щели, как у зародышей рыб, на 18-20 день развития.
6. Сердце вначале в виде трубки с пульсирующими стенками.
7. Формируется клоака.
8. 1,5—3-месячный зародыш имеет хвост, как у хвостатых обезьян.
9. Головной мозгу 1,5-3-месячного зародыша человека состоит из 5 мозговых пузырей, как мозг рыб.
10. Нервная система вначале в виде трубки на спине.
11. 5—6-месячный эмбрион имеет рунный волосяной покров ("воспоминание" о волосатых предках). Зародыш долго имеет выраженный копчиковый отдел. У зародыша имеется несколько пар сосков (полимастия).
12. У 1,5—2-месячного зародыша большой палец ноги короче других пальцев и расположен под углом, как у обезьян.
13. Сроки беременности человекообразных обезьян и человека одинаковые.

3.4. Рудименты человека

У человека около сотни рудиментов — признаков предков. К ним относятся подкожные мышцы, создающие "гусиную кожу"; подкожные мышцы шеи; мышцы, двигающие уши; волоски на коже; копчик (окончание скелета из 5-6 позвонков) - рудимент хвоста; зубы мудрости; аппендикс - рудимент слепой кишки; эпикантус — рудимент третьего века, расположенный во внутреннем углу глаза (развит у птиц и рептилий).

3.5. Атавизмы человека

К редко проявляющимся предковым признакам у человека относятся: хвост, волосяной покров лица, многососковость. В генотипе человека около 95 % генов, общих с генами человекообразных обезьян, 60-70 % генов, общих с насекомоядными предками приматов. В генотипе человека есть гены рыбообразных и других низших позвоночных, а также беспозвоночных и даже около 2 % генов, которые имеются у бактерий.

В случае обратных мутаций происходит "включение" "молчащих — спящих" генов, и тогда у человека появляются атавизмы.

3.6 Сходство человека и человекообразных обезьян

Человекообразные обезьяны — это гиббоны, орангутанги, гориллы, шимпанзе. 1. Одинаковое выражение чувств радости, гнева, печали. 2. Обезьяны нежно ласкают детенышей. 3. Обезьяны заботятся о детях, но и наказывают их за непослушание. 4. У обезьян хорошо развита память. 5. Обезьяны имеют высокоразвитую ВНД. 6. Обезьяны способны использовать предметы природы как простейшие орудия. 7. Обезьяны имеют конкретное мышление. 8. Обезьяны могут ходить на задних конечностях, опираясь на руки. 9. На пальцах у обезьян, как у человека, ногти, а не когти. 10. Ребер у человека 12 пар, у орангутанга - 13 пар. 11. У обезьян 4 резца — как у человека. 12. Обезьяны, как и люди, имеют 5—6 крестцовых позвонков. 13. 4 клыка, как у человека. 14. 8 коренных зубов, как у человека. 15. У человека и человекообразных обезьян сходное строение всех систем органов. 16. Сходное строение органов чувств. 17. У обезьян есть АВО система крови (у шимпанзе — АВО, как у человека, у других человекообразных обезьян АВ). 18. Человек и обезьяны имеют общих паразитов (головная вошь). 19. У человека и обезьян общие болезни (грипп, СПИД, оспа, холера, брюшной тиф). 20. Большое сходство кариотипов: у человека 2n = 46, у шимпанзе 2n = 48.

Иммунологические доказательства близости человека и обезьян:

Иммунологический метод основан на реакции антиген-антитело. Из современных человекообразных обезьян к человеку иммунологически наиболее близок шимпанзе, наиболее далек орангутанг. Иммунологически было обнаружено, что белки рамапитека (ископаемой человекообразной обезьяны) более сходны с белками орангутанга, чем с белками человека и шимпанзе. Эти данные, вместе с морфологическими и палеонтологическими, заставили отказаться от рамапитека в качестве прямого предка человека.

Биохимические доказательства близости человека и обезьян:

а) степень гибридизации ДНК человека и шимпанзе равна 90-98 %, человека и гиббона — 76 %, человека и макаки -66 %;

б) аминокислотная последовательность цитохрома С (104 аминокислоты) у человека и шимпанзе одинаковая;

в) гормон соматотропин одинаков у человека и даже у макак;

г) молекула гормона инсулина человека и макаки отличается двумя аминокислотными заменами.

Цитологические доказательства близости человека и обезьяьн

а) у человека 46 хромосом, у шимпанзе и мартышек по 48, у гиббонов - 44;

б) в хромосомах 5-й пары хромосом шимпанзе и человека имеется инвертированный перицентрическии участок;

в) дифференцированная окраска хромосом выявила, что имеется 13 пар идентичных хромосом в кариотипах человека и шимпанзе.

3.7. Отличия человека от человекообразных обезьян

1. Позвоночник человека с прогибами вперед (лордозы) и выгибами назад (кифозы).
2. Мозговая часть черепа больше лицевой.
3. Мозг крупнее (600 и 1600 см3).
4. Площадь коры мозга у человека в 3,5 раза больше, чем у обезьян.
5. У человека сильнее развиты мозговые борозды.
6. У человека сильнее развиты лобные и височные доли — центры ВИД.
7. Человек имеет вывернутые губы, так что видна слизистая оболочка.
8. Человек имеет подбородок.
9. Клыки у человека не выступают из ряда остальных зубов.
10. В середине верхней губы у человека есть ямка.
11. Грудная клетка у человека плоская, а не бочко-видная, как у обезьян.
12. Таз у человека расширен.
13. Крестец усилен в связи с перенесением на него центра тяжести.
14. Туловище у человека короче, а у обезьян длиннее нижних конечностей.
15. Ноги у человека длиннее рук, у обезьян — наоборот.
16. Ноги у человека более мощные, выпрямленные в коленном суставе.
17. Стопа у человека не плоская, а куполообразная -сводчатая, пружинистая, не приспособленная для хватания.
18. Большой палец ноги не противопоставлен остальным, а параллелен им.
19. Волосяной покров у человека редуцирован.
20. Человек имеет помимо первой сигнальной системы вторую.
21. Человек имеет языковую форму общения.
22. Человек обладает не только конкретным, но и отвлеченным мышлением.
23. Человек способен обобщать.
24. Человек способен абстрагировать.
25. Человек обладает сознанием.
26. Основу жизни человека составляет труд в коллективе.
27. Обезьяны не могут изготовлять орудия.
28. Человек подчиняется общественным законам.
29. Человек развивает науку и искусство.

3.8. Место возникновения человека

Н. И. Вавилов в своем учении о центрах возникновения многообразия культурных растений установил, что в зонах первоначального вовлечения биологических видов в социальную среду наблюдается наибольший полиморфизм местных популяций по большому количеству признаков. В тропической Африке, в непосредственной близости друг от друга, под действием одинаковой среды, ныне существуют наиболее низкорослые (пигмеи) и наиболее высокорослые (массаи) люди. Пределы изменчивости африканских популяций по росту и массе соответствуют таковым остального человечества. Согласно этим данным родиной человека была Африка. Такого же мнения придерживался Ч.Дарвин. В последнее время помимо этой гипотезы моноцентризма появилась гипотеза широкого моноцентризма. Согласно этой гипотезе человек современного типа возник где-то в Восточном Средиземноморье и в Передней Азии, т. к. именно здесь находят промежуточные между неандертальцами и ранними ископаемыми современными людьми (кроманьонцами) костные останки. Многочисленные, промежуточные между палеантропами и неантро-пами, формы находят на юго-востоке Европы. Расселяясь, кроманьонцы широко смешивались с палеантропами — неандертальцами. Поэтому примитивная культура неан-дертальского типа резко сменилась более развитой кроманьонской.

Гипотеза полицентризма предложена Ф. Вейденрейхом. Согласно этой гипотезе предполагается неоднократное возникновение человека в нескольких частях планеты — из разных предковых форм палеантропов и даже археантропов.

3.9. История человека

По мнению П. И. Борисковского, "находки позволяют утверждать, что люди выделились из животного состояния уже 2,6 млн. лет назад, если не раньше". Критерий перехода грани животное - человек, по Энгельсу и Дарвину, -"изготовление орудий труда". Древнейшие каменные орудия труда, сделанные человеком, имеют возраст 2,7 млн. лет (Танзания, Олдувайское ущелье - Р. Лики и Эфиопия. Хадар — Э. Рош, Дж. Харрис).

Историю человека делят на каменный век, бронзовый век, железный век, наше время. Каменный век человечества начался 2 млн. лет назад и длился до трех тысяч лет до н. э. Каменный век делился на палеолит, мезолит, неолит. Палеолит — это древний каменный век. Это время существования человека умелого, яванского питекантропа, синантропа, гейдельбергского человека, неандертальцев, кроманьонцев, современного человека.

Нижний палеолит — ранний период древнего каменного века — начался в начале плейстоцена (четвертичного периода, антропогена). Историю человека начинает человек умелый (Гомо габилис). Габилисы (абилисы) - потомки

австралопитеков, предки архантропов — древнейших людей. Объем черепа 500-800 см3. Вес 30-50 кг. Отношение массы тела к массе мозга 60. Рост 1,2—1,4 м. Высокий лоб. Всеяден. Прямоходящ. Обитал в саванне. У га-билисов обнаруживается "гоминидная триада": прямохождение (первый палец стопы не отведен в сторону), кисть руки с противопоставляющимся большим пальцем, крупный мозг ("мозговой рубикон", отделяющий людей от животных - 700—800 см3). Фаланги пальцев короткие и плоские, а трубчатые кости мощные, способные к сильному захвату предметов рукой при изготовлении каменных орудий. Расселился по Евразии и Америке. В Австралию не проник. Ведущий фактор в эволюции габилисов — прогрессивное развитие мозга.

Человек прямоходящий (архантропы, древнейшие люди) существовал в течение длительного времени (2 млн.— 200 тыс. лет назад). Объем мозга 750—1250 см3. Это выше 750 г, когда возможно возникновение речи. Размеры мозга у человека утроились с начала плейстоцена — за 2—3 млн. лет. У рептилий за весь мезозой (160 млн. лет) мозг практически не увеличился. То же самое имело место и у млекопитающих в мезозойскую эру. Но в третичном периоде у млекопитающих начал возрастать размер мозга. Столь высокие темпы увеличения мозга у человека возможны лишь при дрейфе генов и жестком естественном отборе. Действию этих эволюционных факторов благоприятствовала структура популяций человека - подразделенность людей на большое количество значительно изолированных друг от друга сообществ. Это способствовало ускоренному накоплению в отдельных сообществах различных систем генов и гомозиготизации генов в этих сообществах. Непол-ная изоляция позволила предотвратить вредные последствия инбридинга. Интенсивный межгрупповой естественный отбор способствовал быстрому распространению удачных генных комбинаций. Вероятно, таким путем еще у габилисов произошло скачкообразное изменение генетической программы. Среди древнейших людей различают такие ветви: яванский питекантроп, синантропы (пекинский человек), гейдельбергский человек, палестинский че-ловек. Все эти формы — подвиды человека прямоходящего. Время существования человека прямоходящего — это время оледенений: дунайского (1750-1250), гюнца (900—800), минделя (500-350 тыс. лет назад). Ископаемые остатки человека прямоходящего найдены в различных, в том числе и в умеренной, зонах. Это было следствием того, что человек овладел огнем. Ископаемые остатки человека из различных зон имеют небольшие различия. Это можно объяснить тем, что в то время возросло значение социальных факторов: совместная охота, совместное изготовление укрытий и орудий труда, использование огня.

Средний палеолит начался 200 тыс. лет назад. Это было время рисского оледенения (200—90 тыс. лет назад) и вюрм-ского оледенения, начавшегося 75 тыс. лет назад. В миндель - рисское оледенение, около 250 тыс. лет назад, появляются неандертальцы — палеантропы, или древние люди. Масса мозга около 1300—1500 г. Развиты отделы мозга, связанные с логическим мышлением. Есть следы подбородочного выступа — свидетельство наличия

зачатков членораздельной речи. Позвоночник без изгибов, значит, неандертальцы ходили согнувшись. Неандертальцы охотились на мамонтов и поклонялись пещерному медведю (в Европе). Хоронили умерших с цветами и хвоей. Ритуальные погребения указывают на веру в загробную жизнь. Последние из найденных неандертальских погребений имеют возраст 25 тыс. лет. Неандертальцы в течение последних 70—25 тыс. лет сосуществовали с кроманьонцами.

Верхний палеолит. Это поздний период древнего каменного века. Он начался 40 тыс. лет тому назад. В конце вюрмского оледенения, начавшегося 75 тыс. лет назад, появились кроманьонцы (неантропы, ископаемый современный человек). Объем мозга 1600 (1100— 2200 см3). Череп — как у современных людей. Сплошной надбровный валик отсутствует. Подбородочный выступ развит, значит, речь была хорошо развита. Орудия каменные, но более совершенные. Жили в пещерах, жилищах. Носили одежду. Это было время первобытной родовой общины. Азиатские охотники через сухопутный мост Берингию проникли в Северную Америку. Люди добрались до Австралии. Изобретена игла. На обломке кости изображен лунный календарь. Первобытные художники украшают стены и потолки в пещерах Франции и Испании.

Мезолит. Это средний каменный век. Он начался около 10 тыс. лет назад, во время голоцена. Появились лук и стрелы, гончарные изделия. Приручена собака. Возделываются злаки (полба, полуполба, дикий ячмень).

Неолит. Это новый каменный век. Он начался около 8 тыс. лет до н. э. В этот век на Ближнем Востоке была одомашнена овца, крупный рогатый скот. В Персии была одомашнена коза. Произошла "Неолитическая революция": сельское хозяйство вытесняет охоту. На Ближнем Востоке начинают выращивать пшеницу и ячмень. На Ближнем Востоке изобретена прялка. Основан Иерихон — древнейший из известных городов.

Медный век. Начался около 4 тыс. лет до н. э. В Средиземноморье люди широко используют медь. В Мексике выращивается кукуруза. В Египте появились парусные лодки. В Мессопотамии шумеры строят города. В Шумере появилось колесо. В Южной Америке начинают выращивать картофель. В Китае начали разводить шелковичного червя. На юге Восточной Европы одомашнена лошадь. На Дальнем Востоке начинают выращивать рис. На Ближнем Востоке появилась пиктографическая письменность.

Бронзовый век. Этот век начался 3000 лет до н. э. На Ближнем Востоке для изготовления орудий и оружия используется бронза. Появляется плуг. В долине Нила появляются города, строятся пирамиды. В Египте создан первый точный календарь. В Англии построен мегалитический памятник Стоунхендж. В долине Инда одомашнены куры, слоны, там появились города. В Двуречье

создана поэма "Гильгамеш", в которой прославляются боги и герои и описывается потоп.

Железный век. Он начался около 1400 лет до н. э. На Ближнем Востоке широко стало употребляться железо. В Сирии создан первый полный алфавит. В Иудее господствует концепция монотеизма. На севере одомашнен северный олень. Финикийцы создали алфавит, который лег в основу греческого. Гомер создал "Илиаду" и "Одиссею". 700 лет до н. э. основан Рим. 200 лет до н. э. созданы индийские эпосы "Махабхарата" и "Рамаяна". На Ближнем Востоке изобретено водоподъемное колесо.

Современные люди. Считается, что современные.люди появились после первой экологической катастрофы, вызванной человеком, — уничтожением в Европе мамонтов. Та часть человеческих стай, в которой был развит каннибализм, вымерла, т. к. в первую очередь съедались старики -носители опыта. Выжили популяции, имевшие комплексы генов, обеспечивающих альтруизм. Современный человек — тупиковая ветвь эволюции. Попав в стабильные — человеческие — условия существования, человек перестал эво-люировать.

3.10. Расогенез

Расы — это исторически сложившиеся группировки особей, имеющих общие признаки. Внутри человечества выделяют три основные расы: европеоидную, австрало-негроидную, монголоидную.

Европеоиды имеют светлую или смуглую кожу, прямые или волнистые волосы, узкий выступающий нос, тонкие губы, развитый волосяной покров на лице и туловище, в крови много холестерина — больше, чем у других рас.

Австрало-негроидная раса характеризуется темной кожей, курчавыми или волнистыми волосами, толстыми губами и широким, слегка выступающим носом.

Монголоидная раса имеет смуглую или светлую кожу, волосы прямые жесткие, лицо уплощенное, скулы выступающие, разрез глаз косой, третье веко (эпикантус) развито. Все расовые признаки адаптивны. Сильная пигментация кожи — защита от солнечных ожогов. Темная кожа задерживает ультрафиолет, способный вызвать соматические мутации (рак кожи). Шапка курчавых волос на голове у папуасов, негров, меланезийцев — это приспособление к интенсивной инсоляции. Широкий нос, толстые вздутые губы с большой поверхностью слизистых оболочек способствуют испарению, обеспечивают высокую теплоотдачу. Светлая кожа европейцев обеспечивает синтез витамина Д и спасает их от рахита. Узкий выступающий нос согревает вдыхаемый холодный воздух. Плоское лицо монголоидов уменьшает опасность обморожения. Тонкие губы и узкий разрез глаз монголоидов - приспособление к сухому, холодному с частыми пылевыми бурями климату Центральной Азии.

Генетические исследования показали, что от тотального генетического полиморфизма человеческие расовые признаки составляют только 8 %.

Как возникли эти различия? На заре развития человечества было много племен. Каждому племени нужна была большая территория, т. к. оно существовало за счет примитивной охоты и сбора съедобных растений. Если племя очень увеличивалось, оно вынуждено было разделяться, чтобы люди могли прокормить себя, не мешая друг другу. В небольших группах обычен дрейф генов, который приводит к случайной потере отдельных генов и признаков. В одном племени исчезали голубые глаза, в другом — карие. В одном племени случайно распространялась одна фррма носа, а в другом — иная. Действовал жесткий естественный отбор. В соответствии с правилом Глогера (виды и внутривидовые группировки, обитающие в жарком и влажном климате, отличаются повышенной пигментацией внешних покровов) племена в тропиках чернели. Согласно экологическому правилу Аллена (выступы тела к северу уменьшаются) монголоиды имеют плосконосое лицо. Согласно правилу Бергмана (к северу масса тела увеличивается) у негроидов сухощавое сложение тела и длинные конечности (это ускоряет выведение из организма лишнего тепла), а у эскимосов пропорции тела и физиологические особенности иные. То есть, направление естественного отбора в разных частях ойкумены было различным.

Одни племена, попадая в очень благоприятные условия (например, в долину Нила), успешно "размножали" свои признаки. Другие племена в неблагоприятных условиях остались малочисленными или погибали. Их признаки терялись или растворились в соседних больших популяциях.

Время возникновения рас. Расы сформировались поздно. До верхнего палеолита рас не было: черепа людей возрастом более 26 тыс. лет имеют мозаичное сочетание расовых признаков и не могут быть отнесены ни к одной из современных рас. Позднемезолитические находки свидетельствуют о формировании рас у человека. 10 тыс. лет назад уже существовала эфиопская раса. Архаичные пале-антропы, придя в Восточную Азию, встретили там архан-тропов — потомков синантропов. Они их частью истребили, частью поглотили при метисации. Доказательством этому служит совковообразная форма резцов у монголоидов, которая была характерна для синантропов. Разделение негроидов и европеоидов произошло несколько позже. Первоначально существовала единая популяция людей, внешне похожих на аборигенов Австралии (австралоидов). Австралоиды были широко распространены в Южной Европе (Испания - Воронеж). Но в палеолите произошло разделение австралоидов на две ветви — негроидов и европеоидов. Австралоиды появились в Австралии не менее 26 тыс. лет назад. Становление негроидов произошло в мезолите.

РАЗДЕЛ III. ЭВОЛЮЦИОНИЗМ

Терминология

Хронография эволюционизма

Глава 1. Ламаркизм

Глава 2. Дарвинизм

Терминология

Деизм *(лат. деус — бог)* — религиозно-философское учение, которое признает бога первопричиной всего сущего, но отрицает его вмешательство в явления природы и общественной жизни. Деисты считали,что бог создал Вселенную, которая в дальнейшем развивалась по законам, установленным творцом.

Дуализм (*лат. дуалис — двойственный*) — учение, которое исходит из признания двух первоисточников мира -идеального и материального.

Жизненная сила — особая нематериальная динамическая сила (энтелехия, вис виталис), которая направляет и регулирует все биологические процессы в организмах.

Идеализм *(греч, идеа — идея)* — направление в философии, которое признает первичным дух, идею, сознание.

Катастрофизм (греч, катастрофе — конец, гибель, разрушение) — метафизическое учение, согласно которому на Земле время от времени происходят катастрофы и развитие земной коры и органического мира есть следствие периодических глобальных и локальных катастроф -катаклизмов. Некоторые идеи катастрофизма возникли в глубокой древности. Катастрофизм стал очень популярным в XIX столетии. Сторонником катастрофизма был Ж. Кювье (1769- 1832). Он пришел к выводу (1812), что во время катастроф жизнь на большей части Земли погибала. В период спокойствия планеты организмы, которые сохранились в рефугиях (убежища, области, где катастроф не было), заселяли всю планету. Труды Ч. Лайеля и Ч. Дарвина обесценили концепцию катастрофизма.

Креационизм *(лат. креатив — творение*) — антинаучное учение, согласно которому неорганический и органический мир есть следствие "божественного творения". Креационизм отрицает изменчивость видов и их эволюцию.

Материализм *(лат. материалис — вещественный*) — направление в философии, согласно которому мир существует сам по себе, никем не созданный и неуничтожимый, закономерно изменяющийся и развивающийся в силу собственных причин. Согласно материализму материя, бытие есть первичное, а сознание — вторичное.

Метафизика *(греч, мета — после и физика — природа*) - способ мышления и метод познания, который рассматривает предметы и явления действительности не в их развитии и взаимной связи, а в состоянии покоя, разрозненно.

Натурфилософия (лат. натура — природа и грен, филео — любовь + *софиа — мудрость)* — философия природы; система умозрительных представлений о природе, рассмотрение и истолкование природы целостно и всесторонне. Несмотря на то, что натурфилософия возникла еще в античное время, она расцветала и в XVII и XVIII веках. Натурфилософами были все древнегреческие философы, а также Дж. Бруно, Т. Кампанелла, Парацельс, Ф. Шелинг.

Преформизм *(лат. преформо — преобразую*) — учение, согласно которому в половых клетках имеются миниатюрные зародыши. Сторонники преформизма понимали развитие как рост зародыша или его частей. Такое представление существовало со времен Гиппократа. Полное завершение эта концепция получила в трудах Я. Свам-мердама (1669) и М. Мальпиги (1673). Преформисты делились на анималькулистов и овистов. **Анималькулисты** *(лат. анималкулус — маленькие животные)* — биологи XVI(-XVIII в., которые считали, что в сперматозоидах имеется полностью сформированный зародыш, который в дальнейшем только увеличивается в размерах. Яйцеклетка считалась источником питательных веществ для сперматозоида. Анималькулистами были В. Левенгук, Я. Свам-мердам, М. Мальпиги. Овисты *(лат. овум — яйцеклетка*) ~ биологи, которые ошибочно считали, что в женской половой клетке находится сформированный микроскопический организм. Овистами были Ш. Боннэ, А. Валлиснери, А. Галлер, Л. Спаланцани.

Телеология *(греч, телос — цель и логос — слово, учение)* — философское идеалистическое учение, согласно которому развитие есть осуществление наперед определенной цели: поэтому все в развитии природы и общества целесообразно. Основатель телеологизма Аристотель Стагирит. Он считал, что в природе есть внутренние причины, ведущие к цели. Аристотель объяснял целесообразность строения организмов целесообразностью происходящих в них изменений. Аристотелевское объяснение целесообразности считалось правильным в течение двух тысяч лет. До Дарвина. Телеологичны попытки объяснения возникновения целесообразности у организмов путем прямого направленного влияния внешней среды сторонниками адекватной (со-ответствующей) приспособительной изменчивости (Сент-Илер, Лысенко). Первая попытка объединения телеологии с теологией была сделана в XIII в. Альбертом Большдтед-скмм. Позднее установлением мезальянса между богословием и телеологией занимался Фома Аквинский - ученик Альберта Великого и создательтомизма. Томизм — доведенный до предела телеологизм Аристотеля. Телеологичны наброски эволюции у Бюффона, Эразма Дарвина. Наиболее полно телеологическое объяснение эволюции сформулировал в 1809 г. в книге "Философия зоологии" Ж. Б. Ламарк. Учение Ламарка телеологично, т. к. основывается на принципе градаций (врожденное, не зависящее от внешних факторов стремление к усложнению организации) и на изначальной целесообразности реакций организма на изменения внешней среды.

Теология *(греч, твое — бог и логос — слово, учение)* — богословие, наукообразное теоретическое изложение и истолкование вероучения.

Теплород - невесомая материя, которая, согласно взглядам ученых XVIII и XIX ст., присутствует в каждом теле и есть причиной тепловых явлений.

Трансформизм (*лат. трансформис — превращать, изменять*) — концепция, согласно которой виды изменяются и превращаются в другие. Трансформизм предшествовал эволюционному учению. Трансформисты считали, что под влиянием изменений внешней среды из одних видов растений и животных развиваются другие виды. Термин "трансформизм" применяют для характеристики взглядов таких натуралистов и философов додарвиновского

периода: Ж. Бюффон, Е. Ж. Сент-Илер, Э. Дарвин, И. В. Гете, К. Ф. Рулье, П. Мопертюи, Ж. Леметри, Д. Дидро, К.-А. Гельвеции. Трансформизм сложился на основе воззрений ряда античных и средневековых мыслителей и философов, развивавших идею изменчивости. Трансформисты постулировали, но не доказывали эволюционные преобразования организмов. Для объяснения превращения видов трансформисты обычно допускали возможность целесообразной — приспособительной — реакции организмов на изменение внешних условий и наследование таким путем приобретенных признаков.

Филема *(греч, филон — род, племя*) — графическое изображение происхождения и родственных связей таксонов, данных филогенетики.

Филогенез *(греч, филон — род, племя и геннао — рождение*) — историческое развитие органического мира, систематических групп, вида.

Филогенетика ***(****греч, филон — род, племя и генезис — происхождение)* — биогенеалогия, наука, которая изучает историю развития групп организмов, филогенез групп.

Философия ***(****греч, филео — люблю и софиа — мудрость*) — форма общественного сознания, наука о наиболее общих законах развития природы, человеческого общества и мышления.

Флюид (*лат. флуидус — текучий*) — гипотетическая тончайшая жидкость, с помощью которой в XVIII в. объясняли явления тепла, магнетизма, электричества.

Хронография эволюционизма

VII в. до н. э. Фалес из Милета (ок. 625—547 гг. до н. э.). Родоначальник античной и европейской философии и науки: все возникает из воды и все в нее превращается.

Анаксимандр (ок. 610—546 гг. до н. э.). Ученик Фалеса. Написал философскую работу "О природе". Ввел понятие "архе" — начало всего сущего, лежащего в основе всех вещей. Ввел понятие "апейрон" -неопределенную материю, находящуюся в бесконечном движении. Учил: мир бесконечен, бесконечны возникающие и гибнущие миры. По Анаксимандру, растения и животные возникли из ила, нагретого солнечными лучами, — путем самозарождения. Первые животные жили в воде. Рыбоподобные существа, попадая на сушу, под влиянием новых условий существования меняли свой габитус и способ жизни. Все виды животных, по Анаксимандру, возникли независимо друг от друга. Зародыши первых людей образовались в чреве существ, похожих на рыб. Достигнув взрослого состояния, они скинули рыбью оболочку и вышли на Землю в виде мужчин и женщин. Анаксимандр считал, что виды изменчивы.

Анаксимен Милетский (ок. 585—525 гг. до н. э.).

Ученик Анаксимандра. Учил, что воздух путем сгущения или разрежения рождает все вещи. Создал учение о всеобщей одушевленности. Душу отождествлял с воздухом.

Гераклит Эфесский (ок. 530—470 гг. до н. э.).

Уроженец Эфеса — города в Малой Азии. Имел все права на сан "базилевса" (царя), но добровольно уступил царскую корону младшему брату.

1. "Панта рей" — "все течет". Течет вечно и неустанно, не пребывая в покое ни на миг. Жизнь есть движение. "Никто не входил дважды в один и тот же поток, ибо воды его, постоянно текущие, меняются".

2. Мир - столкновение противоположностей. Каждый миг отрицает миг предыдущий и отрицается мигом последующим. В этой всеобщей борьбе протекает жизнь мироздания. "Война — отец всего". "Гармония рождается из раздора".

3. Огонь — материальная, вещественная первооснова и первопричина. Из огня все возникает, огнем же все и разрушается.

4. "Мир, не созданный никем из богов и никем из людей".

5. "Смерть одних есть жизнь других". Анаксагор (500—428 гг. до н. э.).

Учил, что материя состоит из мельчайших частиц, которые он назвал "семенами", Аристотель — "гомойомерами", а римляне — "гомеомерами". Полагал, что первоначально организмы образовались из соединения семян, увлеченных каплями дождя с неба на Землю, с семенами, находящимися на Земле. При этом во влаге возникали зародыши, из которых развились живые существа. В дальнейшем они приобрели способность рожать новые организмы. Анаксагор не видел принципиальной разницы между животными и растениями. Человек, по Анаксагору, — самое разумное из всех животных вследствие того, что у него есть руки. Эмпедокл (490—430 гг. до н. э.).

1. В основе мира лежат четыре элемента, или "корни всех вещей", — огонь, вода, воздух, земля.

2. Жизнь возникла в результате действия сил притяжения и отталкивания между этими элементами.

3. Жизнь возникла давно, когда еще не было Солнца.

4. От сильных дождей на Земле, в тине, зародились первые растения.

5. Позднее начали зарождаться отдельное части тел животных. Они случайно соединялись. В одних случаях получались уроды, в других случаях — гармоничные существа. Гармоничные существа сохранялись и размножались. Многие авторы видят в этом описании первую идею отбора в природе.

6. Шерсть зверей, перья птиц, чешуя рыб, по Эмпе-доклу, — схожие образования.

Демокрит (460-370 гг. до н. э.).

1. Жизнь возникла не в результате божественного творения, а есть результат действия сил самой природы. Жизнь не занесена на Землю с других планет, а возникла из неорганической природы.

2. Живые существа самозарождались из влажной земли под воздействием влаги, солнечного света и тепла.

3. Демокрит выдвинул идею о наследовании признаков в стиле "пангенезиса": семя выделяется всем телом, т. е. он допускал наличие в семени частиц от всего тела.

4. Бесплодие межвидовых гибридов он объяснял "совокуплением вопреки сродству".

Аристотель (384—322).

1. Выделял такие свойства живых организмов: движение, питание, ощущение.

2. Рассматривал природу как ряд ступеней: "В природе наблюдается такой постепенный переход от безжизненных вещей к живой жизни, что невозможно определить точную линию разграничения". Лестница Аристотеля начиналась неодушевленными телами. Затем следовали растения, зоофиты (кораллы, актинии, асцидии), низшие животные, высшие животные (воздуходышащие животные, человек).

3. Летучую мышь и страуса рассматривал как промежуточные формы между птицами и четвероногими. Тюлень, по Аристотелю, — переходная форма между водными и наземными животными.

4. Описал 454 вида животных.

5. Использовал сравнительно-анатомический метод исследования. "Только тогда можно понять сущность вещей, когда знаешь их происхождение и развитие".

6. Различал гомологичные и аналогичные органы.

7. Знал о корреляции органов в организме.

8. Создавал естественную систему — классификацию, основанную на многих признаках.

9. Считал, что человек и животные имеют единый план строения, но в человеке этот план воплощен более совершенным образом.

10. Изучал эмбриональное развитие курицы и знал, что зародыш образуется постепенно.

11. Предполагал, что развитие млекопитающих происходит "как бы из яйца, лишенного оболочки".

12. Писал о борьбе между близкими организмами за пищу.

13. Придерживался идеи самозарождения: губки, черви, моллюски, насекомые, рыбы возникают из ила.

14. Считал, что животные, которые принадлежат к одному виду, при скрещивании дают плодовитое потомство.

15. Ч. Дарвин писал, что у Аристотеля есть намек на естественный отбор: предметы сохраняются потому, что оказались соответствующего строения.

16. Аристотель предвосхитил принцип актуализма: "Неорганическая природа, земная кора подвержены постоянным, постепенным изменениям, происходящим в результате деятельности естественных сил, действующих и поныне".

Теофраст (Феофраст) (372-287 гг. до н. э.). Ученик, друг, последователь Аристотеля. После его ухода возглавил Ликей (лицей).

1. Описал около 400 растений.

2. Считал возможным превращение видов друг в друга.

3. Виделил жизненные формы: деревья, кустарники, полукустарники,

травы.

4. Основоположник ботаники.

5. Знал, что почва влияет на растения и вызывает изменчивость.

6. Знал о климатических зонах.

7. Отмечал изменчивость всех растений: "Меняются растения и от пищи, и вследствие ухода за ними".

8. Знал о почковых вариациях. Писал, что на гранатнике кислого сорта могут появляться сладкие плоды, а на сладком — кислые; на смоковнице с белыми ягодами могут появиться черные ягоды; на винограде с белыми ягодами могут появиться черные.

9. Теофраст описал много сортов капусты, редиса, огурцов, свеклы, тыквы чеснока, латука, пшеницы, винограда, финиковой пальмы.

Лукреций Кар (99—55 гг. до н. э.). Древнеримский философ и поэт. Написал поэму "О природе вещей", в которой утверждал, что:

1. Органический мир возник из неорганического.

2. Органический мир развивался от простых к сложным Формам.

3. Живые существа возникли путем самозарождения.

4. Человек есть часть природы, он возник в результате развития природы, пройдя длительный и тяжелый путь.

5. Борьба за существование ведет к вымиранию неприспособленных организмов.

6. Для организмов характерна индивидуальная изменчивость.

7. Одной из причин изменчивости, по Лукрецию, есть скрещивание.

8. Высказал идею о круговороте веществ: "Все то, что Земля породила, уходит обратно в землю".

Абу-Рейхан Аль-Бируни (972—1048).

Хорезмский философ. Учил, что Земля не бесконечна, поэтому между организмами идет борьба. Природа поступает, как садовник: "Дает возможность расти на дереве наиболее жизнеспособным и здоровым ветвям, отрезая все остальное". Был сторонником естественного происхождения всей живой природы.

Авероэс (Ибн-Рашид) (1126-1198).

Арабский философ, который учил, что "ничто не изменит материю, что не находится в ней самой". Верил в самозарождение.

Ильяс Низами Ганджеви (1141 — 1203).

Азербайджанский поэт и философ. Считал, что творец создал мир и после этого не вмешивался в дела природы. Природа существует на основе собственных законов. Из неживой природы возникли растения, а из них "постепенно" возник животный мир.

Николай Коперник (1473-1543).

В 1543 г. опубликовал сочинение "Об обращении небесных сфер", в котором обосновал гелиоцентрическую систему.

Андрей Везалий (1514—1564).

В 1543 г. опубликовал свой трактат "О строении человеческого тела".

Каспар Баугин (Боген, Бавгин) (1560-1624).

Швейцарский врач и ботаник. Изучил и описал около 6 тыс. растений. Разделил их на 12 групп, каждую группу на секции, а секции — на виды. Разграничил понятия род и вид. Большинству видов дал двойное латинское название (бинарная номенклатура). Выделил однодольные растения.

1600 г. По приговору инквизиции, в Риме, на Площади Цветов, был сожжен Джордано Бруно (1548—1600), утверждавший, что Вселенная бесконечна и что жизнь есть и на других планетах.

1609 г Галилео Галилей создал телескоп.

1610 г. Братья Захарий и Ганс Янсены (Голландия) изобрели микроскоп.

1626 г. Открывается Парижский ботанический сад, ставший впоследствии крупнейшим научно-исследовательским центром. В 1793 г. постановлением Конвента он был реорганизован в Музей естественной истории. В нем работали: Ж. С.-Илер, Ж. Б. Ламарк, Ж. Кювье.

1628 г. Вышло в свет сочинение Уильяма Гарвея (1578— 1657) "Анатомическое исследование о движении сердца и крови животных", в котором утверждалось, что животные (высшие) имеют два круга кровообращения, а сердце — центр кровообращения. Гарвей — основатель физиологии животных и человека.

1665 г. Вышла в свет работа Роберта Гука (1635—1703) "Микрография, или Некоторые физиологические описания мельчайших телец при помощи увеличительных стекол", в которой впервые описывались клеточные стенки растительных клеток. Усовершенствовал микроскоп. Описал клетки бузины, укропа, моркови.

1674 г. Вышло в свет сочинение Антони ван Левенгука (1632-1723) "Тайны природы, открытые при помощи микроскопа". Левенгук первым описал и зарисовал бактерии, инфузории, сперматозоид человека.

1686—1704 гг. Издавалась работа Джона Рея (1627— 1705). Д. Рей:

1. Употребил термин "специес" — "вид" и дал ему определение.
2. Пользовался понятием "род".
3. Пользовался биноминальной номенклатурой.
4. Разделил растения на споровые и цветковые.
5. Разделил цветковые растения на однодольные и двудольные.
6. Описал 18 600 видов растений.

1721 г. Англичанин Бредли создал "лестницу существ".

1744 г. П. Л. Мопертюи (1698—1759) издает диссертацию "Физическая Венера или физическая диссертация по поводу белого нефа".

1. Развивал идею пангенезиса, утверждал, что в тех случаях, когда "элементарные частицы" не сохраняют привычного порядка, который они

имели в организме отца и матери, происходит образование новых форм организмов. В этом видят предположение о корпускулярной природе наследственности и намек на мутации.

2. Изучал родословную семьи с полидактилией.

3. Отрицал преформизм, т. к. у детей от негров и европейцев цвет кожи промежуточный.

4. Считал, что изменчивость есть следствие случайных изменений и гибридизации.

1735 г. Вышло в свет сочинение Карла фон Линнея (1707—1778) "Система природы". Заслуги Линнея перед

эволюционизмом:

1. Описал около 10 тыс. видов растений, многие описания используются до сих пор.

2. Ввел во всеобщее употребление понятие "вид" и термин "вид". Не будь Линнея, у Дарвина не возникла бы проблема "происхождение видов".

3. Ввел биноминальную номенклатуру во всеобщее

употребление.

4. Ввел в систематику принцип иерархичности систематических категорий - таксономических единиц (вид, род, отряд — порядок, класс). Иерархичность системы Линнея графически близка дихотомической схеме эволюции Ч. Дарвина. Концепция иерархичности таксонов вызвала бурное развитие ботаники и зоологии. Все это сделало актуальным происхождение видов.

5. Разработал основные принципы классификации животных и растений.

6. Создал искусственную систему.

7. Создал систему живой природы, основанную на принципе иерархичности таксонов.

8. Работал над естественной системой: классификации млекопитающих и приматов, которые предложил Линней, существуют до сих пор.

9. Считал, что род есть собрание видов, произошедших от одного первоначального вида.

10. Линней допускал гибридное происхождение новых видов от старых.

11. Линней поместил человека в своей классификации среди приматов, вместе с обезьянами.

1749 г. Начался выход в свет 36-томного сочинения Жоржа Луи Бюффона (1707—1788) "Естественная история". Ее издание закончилось в год смерти Бюффона. Бюффон много сделал для развития и популяризации идей трансформизма и эволюционизма.

1. Бюффон первым начал научно объяснять изменчивость животных. Животные, утверждал он, видоизменяются в ответ на изменение в окружающей природе, в образе жизни, вследствие доместикации, гибридизации, а также повинуясь внутренней потребности. Эти изменения передаются потомству.

2. Бюффон был сторонником монофилии. Он считал, что если бы было доказано достоверно перерождение — трансформацию хотя бы одного вида, тогда не было бы границ могуществу природы. Тогда осталось бы предполо-

жить, что она сумела произвести от одного-единственного вида, с течением времени, все остальные существа.

3. Бюффон считал время важным фактором в трансформации организмов. Он пытался определить время существования Земли экспериментально: разогревал железный шар и определял время остывания. Таким путем он оценил возраст Земли в 7—500 тыс. лет. Эти эксперименты связаны с тем, что Бюффон считал планеты Солнечной системы сгустками солнечного вещества, оторвавшимися от Солнца при соударении его с огромной кометой.

4. Обратил внимание на географическую изменчивость: на разных материках живут разные виды одного рода.

5. Считал, что виды изменяются.

6. Считал, что приобретенные в течение жизни признаки наследуются.

7. Бюффон отошел от религиозной точки зрения о происхождении человека: он считал, что человек и обезьяна имеют обшее происхождение. По мнению Бюффона, обезьяна - выродившийся человек.

1755 г. Вышло в свет сочинение немецкого философа Иммануила Канта (1724) "Всеобщая естественная история и теория неба".

1. Кант разработал "небулярную" космогоническую гипотезу об образовании планетной системы Солнца. Вначале существовала первоначальная "туманность" — огромное облако диффузного вещества. Облако медленно вращалось. Частицы материи в облаке перемещались в различных направлениях и, сталкиваясь друг с другом, теряли скорость. Наиболее тяжелые и плотные частицы под действием силы притяжения соединялись друг с другом. В центре они образовали сгусток - Солнце. Пылевое облако продолжало вращаться вокруг Солнца. Возникло несколько вращающихся тел, траектории которых пересекались. Они сталкивались. Часть тел, первоначально двигавшихся в противоположных направлениях, в конечном счете были втянуты в единый поток и образовали кольца материи. Эти кольца располагались в одной плоскости и вращались вокруг Солнца в одном направлении, не мешая друг другу. В отдельных кольцах образовались более плотные ядра, к которым постепенно притягивались более легкие частицы. Так сформировались шарообразные скопления материи. Это — планеты, которые продолжали кружить вокруг

Солнца.

2. Кант оценил возраст Земли в несколько миллионов лет.

3. Кант предложил идею генеалогической классификации животного мира.

4. В исследованиях по антропологии выдвинул идею естественного развития человеческих рас.

5. Предвосхитил идею борьбы за существование: борьба в конечном результате ведет к добру.

1759 г. Каспар Фридрих Вольф (1733—1794) опубликовал свой знаменитый труд "Теория зарождения", в котором опровергалась концепция преформизма и утверждалось учение об эпигенезе. Вольф установил принцип

эмбрионального развития органов из пленчатых и листовидных слоев. Этим самым Вольф заложил основы учения о зародышевых листках. Вольф разработал теорию метаморфоза: разные элементы цветка — продукт преобразования листка путем отклонения от обычного строения листка. Отрицал неизменяемость видов.

1764 г. Шарль Боннэ (1720—1793) изложил свой вариант "лестницы существ" в сочинении "Созерцание природы".

1. Боннэ первым употребил латинское слово "эволюция" в современном понимании. Боннэ напомнил биологам идею Аристотеля и Бредли о "лестнице существ". Это принесло ему громкую славу. Вот ступени "лестницы" Боннэ: огонь, воздух, земля, сера, полуметаллы, металлы, соли, камни, растения, насекомые, раковинные, змеи, рыбы, птицы, четвероногие, человек, ангелы, архангелы, серафимы, херувимы. В "лестнице" Боннэ ярко выражена попытка показать единство плана строения, плана творения. "Однако видеть в этом первый набросок учения об эволюции организмов нет достаточных оснований" (Филипченко, 1977, 7).

1766г. Петр Симон Паллас (1741-1811):

1. Описал сезонную изменчивость.
2. Сообщил миру о находках туш мамонтов в мерзлом сибирском грунте.
3. Открыл и описал большое количество новых видов птиц, млекопитающих, рыб, насекомых России.
4. Первым выдвинул идею в 1766 г. о генеалогическом древе. По мнению Палласа, прямое и лестничное расположение групп животных не соответствует истинному положению в природе. Более правильным, по его мнению, есть расположение групп организмов в виде многократно ветвящегося дерева. В основании дерева, предложенного Палласом, находилось царство минералов. От него отходили два ствола — древо растений и древо животных.

1778 г. Ж. Л. Бюффон издал "Эпохи природы", где описал развитие Земли, определил ее возраст, объяснил появление на ней органического мира.

1778 г. Жан Батист Ламарк издает трехтомник "Флора Франции" с дихотомическим определителем и описанием
растений.

1780г. Ламарк издал трехтомник "Ботанический словарь".

1785 г. Джеймс Хаттон (Хэттон, Гэттон) выдвинул концепцию актуализма, согласно которой геологические процессы, действующие ныне, ничем не отличаются от процессов, действовавших в прошлом. Такое заключение Хаттон сделал после тщательного изучения эрозии речных долин и образования осадочных отложений в устьях рек.

1794 г. Эразм Дарвин (дед Ч. Дарвина и Френсиса Гальтона) издает "Зоономию". В этом произведении, а также в "Храме науки" (1803) и в "Ботаническом саду" (1792) Дарвин:

1. Утверждал, что земной шар возник из "первичного
огня".
2. Выдвинул идею полового отбора: цель природы при создании конфликта между самцами сводится к тому, чтобы продолжению вида служило

животное наиболее сильное и активное.

3. Писал о борьбе за существование ("мир одной огромной бойней стал").

4. Несходство фаун и флор разных континентов — доказательство постоянного изменения форм животных и растений. Изменение организмов происходит под влиянием внешней среды, а также под влиянием упражнений, неупражнений и потребностей. Причиной изменчивости он считал также отклонения в эмбриональном развитии (Э. Дарвин был врач) с момента зачатия до появления на свет, а также скрещивание.

5. Выдвинул гипотезу "первичного волоконца", или "филамента", которое "Великая первопричина" снабдила характерными для организмов свойствами. Эразм допускал, что волоконце теплокровных, холоднокровных, а также первоначальное волоконце для растений произошли из первичного общего волоконца.

6. Считал, что "животные постоянно совершенствуются", "стремятся к совершенству все творения".

7. Придавал исключительное значение развитию руки человека: рука и речь открыли путь человеку в его развитии.

1794 г. Ламарк становится зоологом и разделяет животных на позвоночных и беспозвоночных.

1796 г. Лаплас Пьер Симон (1749—1827) — французский математик, астроном и физик — выдвинул гипотезу происхождения Земли, Солнца и Солнечной системы — небулярную гипотезу. Солнце существовало первоначально в виде огромной раскаленной газообразной туманности — небулы. Эта небула имела незначительную плотность, но колоссальный размер. Она медленно вращалась в пространстве. Под влиянием гравитации туманность постепенно сжималась. При этом скорость вращения увеличилась. Возросшая центробежная сила придала туманности уплощенную, а затем линзовидную форму. В экваториальной области туманности соотношение между притяжением и центробежной силой изменилось, так что масса вещества, скопившаяся в экваториальной зоне туманности, отделилась и образовала кольцо. Отделяющиеся кольца, конденсируясь, постепенно превращались в планеты Солнечной системы.

1796 г. Жоффруа Сент-Илер выявил единство сумчатых и плацентарных млекопитающих.

1799 г. Жорж Кювье (1769-1832) издает первый том "Лекций по сравнительной анатомии". В лекциях Кювье сформулировал принцип корреляции: ни одна из частей организма не может измениться без того, чтобы не изменились другие.

1801 г. Бернард Ласепеда (1756—1825) в "Рассуждениях о продолжительности существования видов" обосновывал мнение об изменяемости органических форм и значении отбора.

1801 г. Ламарк публикует "Систему беспозвоночных животных". В основу классификации Ламарк положил признаки развития нервной системы.

1802 г. Ламарк в работе "Исследование об организации живых тел"

рассматривает вопрос о деградации — упрощении организации живых существ и о самозарождении простейших организмов. Ввел термин "биология".

1802 г. Ламарк в "Гидрологии" выступает против креационистского понимания истории Земли.

1802 г. Сент-Илер описал новый род кистеперых рыб. связавший наземных позвоночных с первичноводными позвоночными.

1803 г. Эразм Дарвин публикует "Храм науки", где высказывается мысль о естественном происхождении жизни, борьбе за существование и трансформации видов.

1803 г. Ламарк публикует "Естественную историю растений". В этой работе Ламарк выдвигает идею о том, что классификацию растений необходимо создавать на принципах природных связей между ними, отражая природный порядок в растительном мире, постепенное усложнение форм растительных организмов — от низших к высшим.

1807 г. Сент-Илер создает тип позвоночных. Жоффруа Сент-Илер:

1. Своими работами по сравнительной анатомии способствовал формированию классификации позвоночных.
2. Выдвинул принцип гомологичных органов.
3. Обратил внимание на рудиментарные органы.
4. Предложил принцип равновесия: утрата органа компенсируется усилением других.
5. Считал, что в эволюционном процессе основную роль играет прямое изменение органов под влиянием чисто внешних изменений, а не сложный механизм, как у Ламарка. "Окружающая среда всемогуща в изменении организмов". Новые формы могут появляться внезапно, благодаря воздействию условий на зародыш. Путем скачка возникают новые виды и высшие категории. Он считал, что путем скачка какие-то рыбы сразу превратились в амфибий.
6. Сент-Илер критиковал учение Ж. Кювье о неизменности видов. Виды изменяются не в результате катастроф, а просто потому, что их организация оказалась не в соответствии с изменившимися условиями среды.
7. Выступал в защиту эволюции; монофилию поддержал учением об единстве плана строения всех животных.

1809 г. Ламарк публикует обессмертившее его имя произведение "Философия зоологии", в котором изложил свое учение.

1815 г. Ламарк начинает публиковать "Естественную историю беспозвоночных животных".

Глава 1. Ламаркизм

1.1. Ламарк о возникновении жизни

"Природа, пользуясь теплом, светом, электричеством и влажностью, образует самопроизвольные или непосредственные зарождения на конце царства живых тел" (Ламарк, 1809). Материалом для возникновения простейших живых организмов служат неорганические вещества. Самозарождение началось давно и продолжается сейчас — самозарождение, по Ламарку, происходит непрерывно. Низшие простейшие формы потому простейшие, что они зародились недавно и еще не успели усложниться. Высокоорганизованные формы — потомки давно самозародившихся форм. Живые существа, подчеркивает Ламарк, качественно отличаются от неживой природы.

Отличительные черты живых тел по Ламарку:

1. Питание. 2. Органическое движение. 3. Рост. 4. Раздражимость. 5. Размножение.

Размножение и смерть приводит к смене поколений, преемственности между ними, к прогрессивному развитию организмов.

1.2. Ламарк о градации живых форм

Постепенно происходит усложнение возникших организмов. Причина усложнения — градация, ступенеобразное повышение организации организмов. Благодаря градации, "природа образовала в том и другом царстве настоящую лестницу, в смысле возрастающей сложности живых тел. Усложнение организации есть следствие влияния естественных сил.

1.3. Ламарк об изменчивости

По Ламарку, изменчивость - общее свойство живой материи. Причины изменчивости: разновременность возникновения предков, следствие тренировки или ее отсутствия, градации, влияние климата, питания, почвы, влаги (условия существования). Условия среды вызывают отклонения от правильной градации. В то же время изменчивость позволяет организмам приспосабливаться к изменяющимся условиям среды.

Ламарк выделял две формы изменчивости - прямую и косвенную.

Прямая изменчивость — это непосредственная изменчивость. Она характерна для растений и низших животных, не имеющих (по Ламарку) развитой нервной системы. Например, у водяного лютика, растущего на влажной, но не затопленной водой почве, стебли вырастают короткими. Листья лопастные. Если растение пофужено в воду, его листья бывают только тонко вырезанными с волосовидными долями. А листья, формирующиеся на воздухе

— широкие, округлые, лопастные. Прямая изменчивость имеет такой механизм: воздействие факторов, изменение физиологии, изменение организации, передача изменений потомкам.

Косвенная изменчивость характерна для высших животных, которые имеют развитую нервную систему, с помощью которой воспринимают воздействие факторов среды. Кроме этого, эти животные имеют волю и стремятся к повышению организации.

Механизм косвенной изменчивости: Продолжительная перемена во внешних условиях жизни животного вызывает изменение потребностей. Для удовлетворения новых потребностей требуются новые действия. Это постепенно ведет к формированию новых привычек. Частое употребление каких-то органов вследствие привычки ведет к усилению притока к ним крови и питательных веществ. В результате тренируемые органы развиваются интенсивнее и увеличиваются в размере и в силе. Неупотребление органов, их нетренировка ведут к их деградации и редукции (первый закон Ламарка). Например, крот живет под землей, и глаза у него редуцированные, а у слепыша зачатки глаз находятся под кожей. Цапли имеют длинные ноги, потому что постоянно прилагают усилия, чтобы удлинить их.

Жирафы обитают в тех частях Африки, где почва сухая и лишена травы. Жирафы вынуждены питаться листвой деревьев. Они постоянно вытягивают шею, чтобы дотянуться до листвы. В результате увеличилась длина шеи и рост жирафы, а передние ноги стали длиннее задних.

Все изменения органов под влиянием упражнения или неупражнения передаются потомкам по наследству (второй закон Ламарка).

1.4. Ламарк о наследственности

Ламарк первым обратил внимание на наследственность как фактор эволюции. Так называемый второй закон Ламарка - это закон о наследовании: "Все, что природа заставила особей приобрести или утратить под влиянием условий, под влиянием употребления или неупотребления, — все это природа сохраняет путем размножения у новых особей".

То есть Ламарк отметил, что индивидуальные изменения, если они повторяются в ряде поколений, при размножении передаются по наследству потомкам и становятся признаками вида.

1.5. Ламарк об адаптации и целесообразности

Изменение внешней среды непосредственно (у растений и низших животных) или через изменение потребностей и привычек (у животных, имеющих волю) вызывают приспособление организмов к среде. То есть адаптации у растений и низших животных соответствуют изменчивости. У животных адаптации вырабатываются постепенно путем изменения

потребностей, действий, выработки новых привычек и упражнений.

Целесообразность по Ламарку — врожденное свойство. Приспособительный характер изменчивости Ламарк объяснял внутренним стремлением организмов к совершенствованию, к прогрессивному развитию.

1.6. Ламарк об изменяемости видов

1. Природа дает только особей, происходящих одни от других.
2. В природе имеются непрерывные ряды особей, связанных друг с другом незаметными переходами.
3. Вид — это группа сходных особей, сохраняющих неизменными свое состояние из поколения в поколение, до тех пор, пока не изменяются условия жизни.
4. Ламарк не признавал вымирания видов, за исключением тех, которые уничтожил человек.
5. Ламарку было известно, что ископаемые растения и животные не похожи на современные, однако он считал, что это результат их постепенного изменения и превращения в другие виды под влиянием внешней среды.
6. Так как изменение видов происходит очень медленно, возникло представление о постоянстве видов.
7. Особи каждого вида могут долгое время, из поколения в поколение оставаться без изменений, пока не произойдут существенные перемены в условиях жизни.
8. Не только современные виды растений и животных, но и сам человек возникли в результате длительного исторического процесса.

1.7. Ламарк о происхождении человека

Человек, по Ламарку, — часть природы, улучшенное животное. Тело человека подчинено тем же законам природы, которые управляют другими живыми существами. Строение тела человека соответствует плану строения млекопитающих. Ламарк отметил близость человека к обезьянам.

Вместе с тем, Ламарк подчеркивает наличие ряда анатомических признаков, резко отличающих его от "четвероруких" (положение головы, вертикальное положение тела при ходьбе, строение передних и задних конечностей, большая подвижность пальцев рук).

Человек - это двурукое существо, относящееся к одному роду, одному виду. В силу внешних условий четверорукие должны были не лазить по деревьям, а ходить по земле. В конце концов четверорукие стали двурукими. Большие пальцы на задних конечностях у них перестали противостоять остальным пальцам. Необходимость видеть вдаль, вынудила их приложить все

усилия, чтобы стоять на задних конечностях. Эта потребность существовала из поколения в поколение. Постоянная тренировка в двухождении привела в конце концов к развитию икр, ягодиц. Задние конечности приобрели строение, необходимое для поддержания тела в вертикальном положении.

Изменение пищи привело к изменению лицевой части черепа: она укоротилась, резцы приняли вертикальное положение, увеличился лицевой угол.

Порода четвероруких, претерпевшая подобные изменения, стала господствующей среди остальных. Она завладела удобными местами, вытеснила другие высокоорганизованные породы. Двурукие интенсивно размножались, жили большими группами. По мере увеличения групп возникла потребность в общении. Сначала общение происходило с помощью мимических знаков, потом — модуляций голосом. Позже возникли членораздельные звуки. Постепенно, благодаря постоянному упражнению гортани, языка и губ, развилась речь. Отдаленность, обособленность мест, заселенных группами двуруких, способствовали возникновению разных языков.

1.8. Факторы эволюции по Ламарку

1. Время.
2. Градация.
3. Условия существования.

Глава 2. Дарвинизм

2.1 Хронография

1809 г., 12 февраля. Родился Чарлз Роберт Дарвин.

1809 г. Вышло в свет сочинение Ламарка "Философия зоологии", в котором впервые предлагалась научная гипотеза развития живой природы.

1812 г. Во введении к "Исследованию ископаемых четвероногих животных" Ж. Кювье изложил свои взгляды на прошлое Земли и органического мира, "теорию катастроф".

1815-1822 г. Вышло в свет сочинение Ж. Б. Ламарка "Естественная история беспозвоночных" (в 7-ми томах), в котором излагались дополнительные и существенно новые идеи для его гипотезы.

1817 г. Появилось сочинение Ж. Кювье "Царство животных, классифицированное согласно их организации".

1818 г. Вышел в свет первый том "Философии анатомии" Э. Ж. Сент-Илера, в котором на многочисленном материале обосновывался сформулированный автором еще в 1807 г. принцип единства организации всех

позвоночных животных.

1822 г. Опубликован 2-й том "Философии анатомии", где на основе данных сравнительной анатомии и тератологии обосновывалось учение о единстве плана строения

животного мира.

1823 г. Английский селекционер Т. Э. Ноден отметил доминантность и рецессивность признаков у садового гороха.

1825 г. Роберт У. Дарвин — отец Ч. Дарвина (врач по профессии) — определил сына в студенты-медики Эдинбургского университета, но Дарвин остался верен любви к экскурсиям в природу и охоте.

1828 г. Французский химик Ф. Велер (1800-1892) впервые синтезировал органическое вещество из неорганического — мочевину из раствора аммиака и циановой кислоты. Это было экспериментальное опровержение витализма.

1828 г. Карл Эрнст фон Бэр (1792-1876) опубликовал "Историю развития животных".

1828 г. Ч.Дарвин переведен в Кембриджский университет, т. к. отец решил, что сыну "лучше готовиться в пасторы". Неудавшимися пасторами были также Линней и Ламарк. Три года провел Ч. Дарвин в Кембридже. Там он сблизился с профессорами Дж. Генсло и А. Седжвиком. Дж. Генсло углубил ботанические познания Ч. Дарвина во время совместных экскурсий. Он же рекомендовал Ч. Дарвина в качестве натуралиста на "Бигл". А. Седжвик — геолог, выделивший кембрийский период и девон.

1830—1831 гг. Вышло в свет сочинение Ч. Лайеля (1797—1875) "Основы геологии". Первый том Ч. Дарвин взял с собой в путешествие, а второй ему, по его просьбе, переслали в Монтевидео.

1831 г., август. Чарлз Дарвин и Адам Седжвик совершили продолжительную экскурсию по Северному Уэльсу. "Эта экскурсия принесла мне ту несомненную пользу, что научила меня разбираться в геологии целой страны" (Дарвин).

1831 г., сентябрь. Ч. Дарвин зачислен в состав экипажа британского военного брига "Бигл" ("Гончая собака", "Ищейка").

1831 г., 27 декабря. Начало кругосветного путешествия Ч.Дарвина.

1831 г. Р. Броун ("броуновское движение") открыл клеточное ядро.

1836 г., 2 октября. Возвращение "Бигла" в Англию.

1837 г. Чешский биолог Ян Пуркинье (1787—1869) указал в докладе на собрании естествоиспытателей и врачей в Праге на то, что "зернистое", или клеточное, строение характерно как разным животным, так и растениям.

1838 г. Появилась работа Маттиаса Шлейдена (1804—

1881) "Данные о фитогенезисе", в которой развивалась и Доказывалась идея о клеточном строении растений.

1839 г. Вышло в свет сочинение Теодора Ш ванна (1810—

1882) "Микроскопическое исследование о соответствии в структуре и росте животных и растений", в котором доказывалась всеобщность клеточной организации всех животных и растений — клеточная теория.

1839 г., январь. Ч. Дарвин женился на Эмме Веджвуд (двоюродная

сестра, ее брат Д. Веджвуд был женат на сестре Дарвина Саре).

1842г. Дарвин издал "Строение и распределение коралловых рифов".

1842 г. Дарвин написал краткий очерк по теории развития живой природы.

1844 г. "Геологические наблюдения над вулканическими островами".

1844г. Ч. Дарвин написал развернутый очерк теории развития живой природы путем естественного отбора.

1846 г. "Геологические исследования в Южной Америке".

1852 г. Появилась работа английского философа Герберта Спенсера (1820-1903) "Гипотеза развития", в которой говорилось об изменяемости видов и прогрессивном развитии живой природы.

1853 г. Описано проникновение сперматозоидов в яйцеклетку (Ф. Кебер).

1857 г. Ч. Дарвин послал Аза Грею письмо с сообщением об основных положениях теории происхождения видов путем естественного отбора.

1858 г. Альфред Рассел Уоллес (1823—1913), находясь в путешествии (Малайский архипелаг), написал статью "О стремлении разновидностей к неограниченному отклонению от первоначального типа", в которой содержались теоретические положения, сходные с дарвиновскими.

1858 г. Ч. Дарвин получил от А. Р. Уоллеса его статью.

1858г., 1 июля. Состоялось специальное Собрание Линнеевского общества, на котором были изложены концепции Ч. Дарвина и А. Уоллеса о возникновении видов путем естественного отбора.

1858 г. Сформулировано Р. Вирховым положение "Каждая клетка из клетки".

1859 г., 24 ноября. День выхода в свет первого издания сочинения Чарлза Дарвина "Происхождение видов путем естественного отбора". Весь тираж (1250 экз.) был распродан в тот же день.

1862 г. Опровержение гипотезы самозарождения Л. Пас-тером.

1862 г. Ю. Сакс доказал фотосинтетическое происхождение крахмала.

2.2. Дарвин о себе

Френсис Гальтон (английский психолог, антрополог, биометрик, один из создателей евгеники, один из основателей метода тестов, двоюродный брат Ч. Р. Дарвина) обратился к различным ученым с анкетой. Результаты этого исследования были опубликованы в его работе "Английские ученые, их характер и воспитание" (1874).

27 мая 1873 г. Ч. Дарвин "заполнил ответы настолько хорошо, насколько только мог".

Анкета Чарлза Дарвина

Как Вас обучали?

Я думаю, что все сколько-нибудь ценное, чему я научился, я достиг самообразованием.

Было ли Ваше учение направлено на выработку привычки к

наблюдению или нет ?

Подавляло наблюдательность, так как было почти классическим.

Обращалось ли внимание на укрепление Вашего здоровья или нет?

Да.

Особые достоинства ?

Никаких.

Главные недостатки ?

Необучение математике и новым языкам и отсутствие руководства в деле выработки наблюдательности или умении логически мыслить.

Не повлияли ли на них какие-нибудь события и какие именно ?

Моя врожденная склонность к естествознанию окрепла и развилась благодаря путешествию на "Бигле".

Укажите, что Вас живо интересовало?

Наука, а в молодости любовь к охоте, доходившая до страсти.

Религия?

Номинально англиканец.

Политика ?

Либерал или радикал.

Рост ?

6 футов.

Фигура ?

Худая, в молодости скорее полная.

Размер внутри шляпы?

22—25 дюйма.

Цвет волос ?

Темноволосый.

Цвет лица ?

В общем бледный.

Темперамент?

Немного нервный.

Усердие в учении ?

Очень прилежен, но не обладаю большими способностями.

Память?

На числа и выучивание наизусть память очень плохая, но сохраняющая общее или неопределенное впечатление о массе фактов.

Духовная энергия и т. д. ?

Доказана точной и продолжительной работой над одним и тем же предметом: как, например, я работал 20 лет над "Происхождением видов" и 9 лет над "Усоногими раками".

Физическая энергия и т. д. ?

Из большого числа совершенно обессиленных офицеров и матросов лишь я и еще один человек были в состоянии принести воды. Некоторые из моих экспедиций в Южной Америке были богаты приключениями. Встаю рано.

Независимость суждений ?

Я думаю, довольно независимое, но не могу привести пример. Я отказался от обычной религиозной веры почти независимо от многих собственных размышлений.

Оригинальность или эксцентричность?

Вы думаете, что это ко мне подходит? Я этого не думаю, т. е. что касается эксцентричности. Я думаю, что я показал в науке оригинальность, так как я сделал открытия в отношении обыкновенных предметов.

Особые таланты ?

Не имею, за исключением к деловым занятиям, как, например, счетоводство, корреспонденция и умение очень выгодно помещать свои деньги. Во всех своих привычках очень методичен.

Сильно выраженные духовные особенности, сказавшиеся в *научном успехе и не упомянутые раньше?*

Настойчивость и большая любознательность в отношении фактов и их значения. Некоторая склонность к новому и чудесному.

Здоровье?

В молодости хорошее, в течение последних 33 лет — плохое.

Мало известно, что Дарвин был тяжело больным человеком большую часть жизни. Болезнь начала проявляться после возвращения из путешествия, у 27-летнего Дарвина.

"За 3 года и 8 месяцев нашей жизни в Лондоне я выполнил меньше научной работы, чем за любой другой такой же промежуток времени в моей жизни, хотя работал с максимальным для моих сил усердием. Причиной этого были часто повторяющиеся недомогания и одно длительное и серьезное заболевание".

"Летом 1842 г. я... совершил небольшую поездку в Северный Уэльс... Экскурсия эта оказалась для меня очень интересной, но и последней: в последний раз в моей жизни у меня хватило достаточно сил..."

"...Мое здоровье всегда страдало от любого возбуждения — у меня начинались припадки сильной дрожи и рвоты. Поэтому в течение многих лет я вынужден был отказываться решительно от всех званых обедов..."

"...Здоровье мое было настолько плохо, что, когда 13 ноября 1848 г. умер мой дорогой отец, я не мог ни присутствовать на его похоронах, ни выполнять обязанности одного из его душеприказчиков".

(Все отрывки из "Автобиографии", 1957, с. 108,123,126).

Диагноз болезни Дарвина был поставлен 125 лет спустя после смерти. По дневнику и жалобам было установлено, что это болезнь Чагаса: сердечно-сосудистая форма болезни, сопровождающаяся сердцебиением, одышкой, болями, слабостью. На Международном конгрессе, посвященном 50-летию открытия болезни Чагаса, паразитолог С. Адлер сообщил, что в Чили в районе

города Мендозы открыто очаговое заболевание болезни Чагаса.

Но во время остановки в Чили, в марте 1835 г., Дарвин совершил поход через Кордильеры и ночевал в деревушке, недалеко от города Мендоза. Он писал: "Ночью я подвергся нападению клопа бенчука - большого (2—5 см) черного клопа из рода Reduvius. Нет ничего противней ощущения ползания по телу дюймового клопа. Кусание не причинило никакой боли. За 10 мин. его тело из плоского превратились в шар".

В 1909 г. врач Чагас описал заболевание, вызываемое одноклеточными жгутиконосцами-трипанозомами. Переносчиком этого заболевания был синантропный клоп ре-дувий. Клоп кусает в губы, поэтому его называют "поце-луйный клоп". Болезнь течет остро или хронически. У Дарвина она протекала хронически.

2.3. Дарвин о предшественниках

"Некоторые натуралисты полагали, что виды подвергаются изменениям. Первый из писателей новейших времен, обсуждавший этот предмет в истинно научном духе, был Бюффон. Но он не касался причин или путей превращения видов".

"Ламарк был первым, чьи выводы по этому предмету привлекли к себе большое внимание".

"Жоффруа усматривал в условиях существования главную причину изменений".

"Ноден в 1852 году определенно высказал свое убеждение в том, что виды образуются способом, аналогичным способу образования культурных разновидностей".

"Герберт Спенсер в очерке 1852 года делает вывод, что виды изменяются под влиянием изменения условий существования".

"К. фон Бэр выразил свое убеждение, что формы, в настоящее время совершенно различные, происходят от единой прародительской формы".

(Из "Исторического очерка").

"Иногда высказывалось мнение, что успех "Происхождения..." доказал, что "идея носилась в воздухе" и что "умы людей были к ней подготовлены". Я не думаю, чтобы это было вполне верно, ибо я не раз осторожно нащупывал мнение немалого числа натуралистов, и мне никогда не пришлось встретить ни одного, который показался бы сомневающимся в постоянстве видов". Так писал Ч. Дарвин в "Автобиографии" (1957, 134).

С этим согласен Филипченко. "Некоторые из них... довольно близко подходят к основной идее Дарвина - принципу подбора. Однако все это были отдельные разрозненные мысли... а отнюдь не составляли известного учения" (1977, 36-37).

2.4. Основные труды Дарвина

1. "Путешествие натуралиста вокруг света на корабле "Бигл"(1839).

2. "Строение и распределение коралловых рифов" (1842).

3. "Геологические наблюдения над вулканическими островами" (1844).
4. "Геологические наблюдения над Южной Америкой" (1846).
5. "Усоногие раки" (т. 1-2) (1851-1854).
6. "Происхождение видов путем естественного отбора, или Сохранение благоприятствуем ых пород в борьбе за жизнь" (1859).
7. "Опыление орхидей" (1862).
8. "Движения и повадки лазящих растений" (1865).
9. "Изменение домашних животных и культурных растений" (в 2 т.) (1868).
10. "Происхождение человека и половой отбор" (1871).
11. "Выражение эмоций у человека и животных" (1872).
12. "Насекомоядные растения" (1875).
13. "Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире" (1876).
14. "Различные формы цветов у растений одного и того же вида" (1877).
15. "Жизнь Эразма Дарвина" (1879).
16. "Способность к движению у растений" (1880).
17. "Образование растительного слоя земли деятельностью дождевых червей и наблюдения над их образом жизни" (1881).

2.5. Изменчивость по Дарвину

Дарвин выделял такие виды изменчивости: определенная, неопределенная, почковые вариации, коррелятивная, индивидуальная, уродства, изменчивость вследствие скрещивания и изменчивость вследствие "влияния привычки и упражнения и неупражнения органов".

Изменчивость определенная — это изменчивость "когда все или почти все потомство особей, подвергавшихся в течение нескольких поколений известным условиям, изменяется одинаковым образом" (1937, 36). Например, вес животных определенно зависит от количества еды и ее качества, толщина кожи и ее волосистость - от климата.

Неопределенная изменчивость — это "бесконечно разнообразные незначительные особенности, которыми отличаются особи того же вида и которые невозможно объяснить унаследованием их от одного из родителей или от более отдаленных предков" (1937, 37).

Таковыми, по Дарвину, есть "резко выраженные отличия, проявляющиеся у молоди одного помета и у семян из одной и той же коробочки".

Индивидуальные различия — это многочисленные незначительные различия, появляющиеся в потомстве одних и тех же родителей или у особей одного и того же вида, обитающих в одной и той же ограниченной местности. Особи одного вида, благодаря индивидуальным отличиям, различаются по многим признакам.

Уродства, случайные единичные изменения — неожиданные и значительные уклонения в организации отдельных особей. Так, свиньи иногда рождаются с чем-то в виде хобота.

Почковые вариации — изменчивость вследствие того, что растение внезапно дает почку, одну из многих тысяч, имеющую совсем новые особенности, весьма отличную от всех остальных почек на том же самом растении. Например, махровые цветки на обыкновенной розе, нектарины - гладкие плоды на обыкновенном персиковом дереве.

Изменчивость, вызываемая скрещиванием.

Коррелятивная (соотносительная) изменчивость — изменчивость, которая возникает вследствие взаимозависимости признаков организма.

Вся организация организма во время роста и развития находится в тесной взаимной связи: слабые изменения одной части организма вызывают изменение других частей. Например, белые кошки с голубыми глазами обычно глухие, у бесшерстных собак зубы остаются не вполне развитыми, животные с длинной и грубой шерстью отличаются длинными рогами, голуби с короткими клювами имеют маленькие, а голуби с длинными клювами — большие ноги.

Изменчивость вследствие упражнения или неупражнения органов. Дарвин пишет: "Мне кажется, невозможно сомневаться в том, что упражнение нашими домашними животными некоторых их органов увеличило размеры их, а неупражнение, наоборот, их уменьшило. Невозможно сомневаться и в том, что подобные изменения передаются по наследству" (1937, 202).

"У домашней утки кости крыла весят менее, а кости ног более по отношению ко всему скелету, чем те же кости у дикой утки. И это изменение с уверенностью можно приписать тому обстоятельству, что домашняя утка гораздо менее летает и более ходит, чем ее дикие предки" (1937, 41). Козы и коровы в тех странах, где этих животных доят, имеют значительное развитие вымени по сравнению со странами, где их не доят.

2.6. Причины изменчивости по Дарвину

Дарвин считал, что изменчивость контролируется многочисленными и сложными законами. Он выделял такие причины:

1. Прямое и определенное действие изменчивых условий существования.
2. "Влияние усиленных упражнений или неупражнение органов".
3. Корреляция (1953, 157).

Несмотря на неполноту и неточность указанных причин, учение Дарвина об изменчивости имеет большое значение. Оценивая учения Дарвина о формах изменчивости, нужно отметить, что он предвосхитил ту классификацию, которая создана на основе современной генетики.

Неопределенная, индивидуальная изменчивость и уродства соответствуют современной генотипической мутационной изменчивости.

Почковые вариации — это соматические мутации.

Вариации при скрещивании — это комбинативная изменчивость.

Коррелятивная изменчивость есть следствие плейотропного действия генов.

Определенная изменчивость — это современная моди-фикационная изменчивость.

И только изменчивисть, вызванная упражнениями и неупражнениями, не подтверждена генетикой.

Впрочем, этого вида изменчивости не было в первом издании "Происхождения видов..." (1859).

2.7. Основные положения дарвинизма

Задолго до Дарвина были известны такие свойства живых организмов, как наследственность, изменчивость. Было известно и об интенсивном размножении организмов. Т. Мальтус - английский священник и экономист, выпускник Кембриджского университета (как и Дарвин) - исследовал эту проблему в отношении человека и в 1798 г. издал "Опыт о законе народонаселения". Из этой книги Дарвин взял идею о геометрической прогрессии. Эти три объективно наблюдаемые в природе явления подвели Дарвина к заключению о наличии в природе процесса, вытекающего из взаимодействия этих процессов.

Сопоставляя такие явления природы, как интенсивное размножение и ограниченность пространства и ресурсов питания, Ч. Дарвин пришел к заключению о наличии в природе борьбы за существование. Дарвин первым увидел в борьбе за существование предпосылку отбора — механизм отбора природой особей для дальнейшего размножения. Так как борются не одинаковые по приспособленности организмы, то в процессе борьбы за существование выживают и дают следующее поколение не все особи, а некоторые. Этот процесс избирательного выживания и размножения Дарвин назвал естественным отбором. Следствиями естественного отбора есть адаптация, дивергенция, вымирание.

2.8. Дарвин о наследственности

В своем основополагающем труде "Происхождение видов" Ч. Дарвин не касался проблем наследственности:

термин "наследственность" там употребляется около десятка раз. Но в книге "Изменение домашних животных и культурных растений", в заключительной главе (27-й), Дарвин изложил свою "временную гипотезу пангенезиса" -гипотезу слитной наследственности. Согласно этой гипотезе:

1. Каждая клетка многоклеточного организма способна производить специфические, соответствующие ее морфологической структуре и функциональному состоянию, новые элементарные "почечки", или "геммулы".

2. Все изменения, возникшие в соматических клетках в результате воздействия на них факторов внешней среды, ведут к соответствующим изменениям в геммулах.

3. Геммулы уносятся кровью и попадают в конце концов в зародышевые

клетки, вызывая в них адекватные изменения. Таким путем вся информация о всех изменениях в организме, возникших в процессе индивидуального развития под влиянием разнообразных факторов, оказывается в половых клетках.

4. При половом размножении наследственный материал обоих родителей смешивается, поэтому потомство получается промежуточным по признакам.

Дарвиновская гипотеза пангенезиса была предложена для обоснования и объяснения ламарковского постулата наследования приобретенных признаков. Дарвин в конце концов принял этот постулат и включил его во второе-шестое издание "Происхождение..." Это произошло под влиянием замечаний и возражений критиков, а также

расчетов Ф. Дженкина.

Вероятно, в связи с этим 75 % предложений текста 1-го издания "Происхождение видов" Дарвин переделывал до

5 раз.

Гипотеза пангенезиса повторяла представления Гиппократа (460—377 гг. до н. э.): "Я утверждаю, что семя отделяется из всего тела". Аристотель (384—322 гг. до н. э.) выступал против пангенезиса Гиппократа. "Некоторые утверждают, что семя отходит от всего тела. Эти мнения подтверждаются доказательствами такого рода: дети похожи на родителей не только во врожденных свойствах, но и в приобретенных. Именно, если у родителей были рубцы, некоторые из потомков получали в тех же местах знак рубца". В 1868 г., спустя три года после открытия Менделем законов наследственности, была опубликована гипотеза пангенезиса Дарвина. Необходимо подчеркнуть, что и Дарвин делал опыты с горохом и львиным зевом. И при этом он наблюдал все основные закономерности наследования, в том числе расщепление, близкое 3:1. Интересно, что двоюродный брат Ч. Дарвина — знаменитый основатель евгеники, человек, которому поклоняются биометрики и дактило-скописты — Френсис Гальтон еще при жизни Дарвина (в 1875 г.) переливал кровь черных кроликов белым кроликам и обнаружил, что их потомство осталось белым.

Гипотеза пангенезиса не противоречила тогдашним представлениям ученых о наследовании признаков. Такие же воззрения были у Ж. Бюффона, П. Л. М. Мопертюи. Необходимо отметить, что гипотеза пангенезиса усложнила синтез дарвинизма с генетикой после переоткрытия законов Менделя в начале века.

2.9. Дарвин о борьбе за существование (БЗС)

Дарвин считал, что БЗС неизбежно вытекает из быстрой - геометрической — профессии размножения. Ныне это явление называют прогрессией размножения, а в экологии — биотический потенциал. Под прогрессией размножения понимают потенциальную способность живых организмов увеличивать численность в геометрической прогрессии, т. е. это потенциал размножения. Биопотенциал определяется через показатель "давления жизни" — скорость, с которой при гипотетическом

беспрепятственном размножении особи данного вида покроют земной шар равномерным слоем. Эта скорость для слонов составляет 0,3 м/с, для некоторых организмов — сотни м/с. По Дарвину, не существует ни одного исключения из правила, по которому любое существо размножается в столь быстрой прогрессии, что не подвергайся оно истреблению, его потомки, или потомки одной "ары, очень скоро заняли бы всю Землю. Даже медленно размножающийся человек за 25 лет, по Дарвину, удваивается в числе. И при такой прогрессии менее, чем через тысячу лет, для его потомства не будет места, где стоять.

На явление геометрической прогрессии обращал внимание еще Ж. Бюффон. Это явление было известно и К. Линнею, который вычислил, что если бы какое-нибудь однолетнее растение производило бы только по два семени, то через 20 лет его потомство возросло бы до миллиона. Дарвин приводит свой расчет. Слоны начинают размножаться в возрасте около 30 лет. Размножение длится до 90 лет. Потомство за этот период составляет не более 6 детенышей. При беспрепятственном размножении и наличии пищи за период 740—750 лет одна пара дала бы около 19 миллионов потомков.

Известно, что одна самка сельди дает до 70 тыс. икринок, леща — 100 тыс., трески — около 4 млн. Одна самка осетра на протяжении жизни дает около 100 млн. икринок (за один раз — 2 млн.), березка полевая дает около 400 семян, щирица— 120 тыс., полынь-околомиллиарда. Водной коробочке мака около 3 тыс. семян. Одна вайя папоротника имеет спорогонии, в которых образуется около 14 млн. спор. Бычий солитер за год дает около 600 млн. яиц.

Так как производится больше особей, чем может выжить, то, заключает Дарвин, должна возникать борьба за существование. Настоящее значение многочисленности яиц или семян заключается в том, пишет Дарвин, чтобы покрывать значительную убыль в тот или иной период жизни. "Лик природы представляется нам ликующим. Мы не видим или забываем, что птицы, которые беззаботно распевают вокруг нас, по большей части питаются насекомыми и семенами и таким образом постоянно истребляют жизнь. Мы забываем, что эти певцы или их яйца и птенцы, в свою очередь, пожираются хищными птицами и зверями" (1937, 107).

2.10. Формы борьбы за существование

Дарвин выделил три формы БЗС: внутривидовую, межвидовую и борьбу с физическими условиями среды. Кроме этого, Дарвин указывал на существование сложных форм отношений между живыми организмами.

Внутривидовая БЗС— это борьба между особями одного вида. Эта борьба наиболее ожесточенная и особенно упорная. Она сопровождается угнетением и вытеснением менее приспособленных особей данного вида. В процессе этой борьбы организмы одного вида постоянно конкурируют за жизненное пространство, за пишу, за убежища, сексуального партнера, место для размножения. Внутривидовая БЗС усиливается с увеличением численности

популяции и усилением специализации вида.

Межвидовая БЗС. Каждый вид растений, животных, грибов, бактерий в экосистеме вступает в определенные отношения с другими членами биоценоза. Межвидовая БЗС — это борьба между особями различных видов. Дарвин на расчищенном и вскопанном участке размером три на два фута сосчитал все проростки сорных трав. Их оказалось 367. Спустя какое-то время при подсчете оказалось, что 295 проростков были истреблены слизняками и насекомыми. Особенно упорная БЗС существует между организмами, которые принадлежат к близким видам: серая крыса вытесняет черную, дрозд деряба вызывает уменьшение численности певчего дрозда (в Шотландии), в России таракан-пруссак вытесняет черного таракана, в Австралии ввезенная пчела медоносная вытесняет маленькую, лишенную жала, туземную пчелу.

Отношения между видами сложные, так как все виды в природных сообществах взаимосвязаны. Взаимосвязь может быть антагонистической и симбиотической (растения не могут существовать без сожительства с некоторыми видами грибов, бактерий и животных). Дарвин описал зависимость урожая клевера от количества кошек на данной территории. Это связано с тем, что кошки поедают мышей, которые истребляют соты шмелей и их гнезда. Шмели же оказались единственными полноценными опылителями клевера.

Экологи в **XX** столетии выявили широкий спектр разнообразных отношений между организмами в сообществах: хищничесво, антибиоз, аменсализм, конкуренция, различные формы симбиоза.

Борьба с абиотическими условиями. Организмы для своего

существования и размножения имеют определенный диапазон оптимума по всем абиотическим факторам среды — по освещенности, температуре, влажности, химическому составу воздушной, водной и почвенной среды. Выход экологического фактора за пределы зоны оптимума, за пределы зоны комфорта оказывает угнетающее и элиминирующее действие. Так, из-за низкой температуры в имении Дарвина зимой 1854—1855 гг. погибло 4/5 птиц. Оптимальная температура для озимой совки 22,5° С. При температуре 30° С плодовитость этой бабочки снижается на 10 %. Гусеницы озимой совки зимуют в почве. В малоснежные зимы они гибнут даже при сравнительно невысоких температурах. Абиотические факторы действуют не только прямо, но и косвенно. Например, путем снижения количества пищи.

Борьба с физическими условиями жизни (конститу-циональная борьба) приводит к отбору наиболее устойчивых особей к комплексу физических условий, в которых живут организмы. Борьба с физическими условиями обостряет внутривидовую и межвидовую БЗС.

Ч. Дарвин использовал термин БЗС в широком и метафорическом смысле, включая в него зависимость одного существа от другого и от условий внешней среды, понимая под этим не только жизнь особи, но и успех ее в оставлении после себя потомства. Зная о многообразии БЗС, Дарвин употреблял несколько словосочетаний для этого явления: struggle for life, struggle for existence, competition.

Борьба за существование — это сложные и многообразные отношения

особей внутри вида, между видами и с факторами неорганической природы. Это совокупность взаимодействий организмов между собой и с факторами внешней среды.

Для Дарвина БЗС важна не сама по себе, а по тому результату, к которому она приводит. "Благодаря этой борьбе, изменения, как бы они ни были незначительны и от какой бы причины ни зависели, если они сколько-нибудь полезны для особей данного вида в их бесконечно сложных отношениях к другим органическим существам и физическим условиям жизни, будут способствовать сохранению этих особей и унаследуются их потомками. Эти потомки будут, в свою очередь, иметь больше шансов выжить" (1937, 105). В результате БЗС выживают и размножаются особи, наиболее приспособленные к условиям данного биогеоценоза. Менее приспособленные гибнут или устраняются от размножения. Так происходит отбор природой особей — природный отбор.

2.11. Дарвиновская концепция естественного отбора

Словами Дарвина, концепция естественного отбора состоит в следующем:

1. Все существа имеют определенный уровень индивидуальной изменчивости. Индивидуальные отличия необходимы, так как их может накапливать естественный отбор: "При отсутствии изменений природный отбор бессильный что-нибудь сделать"(1949,113).

2. В виду того, что все организмы размножаются в геометрической прогрессии, они должны бороться за жизнь — вступать в бесконечно сложные и тесно переплетенные взаимоотношения организмов друг с другом и с физическими условиями жизни. Эта совокупность процессов ведет к избирательному уничтожению или устранению от размножения организмов, менее приспособленных к природным условиям существования. Малейшая разница в строении может дать перевес в борьбе за жизнь. Вследствие БЗС сохраняются и оставляют потомков организмы, более приспособленные к существующим условиям. Природный отбор — конечный результат БЗС. "Естественный отбор вытекает из борьбы за существование" (1943, 143).

Природный отбор "работает" везде над усовершенствованием органических существ, "действует на организмы в любом возрасте", он может изменить яйцо, семя или полностью развитый организм. Природный отбор "может влиять на всякий внутренний орган, на каждый оттенок конституциональных особенностей, на весь жизненный механизм" (1937, 132). Дарвин: "Сохранение благоприятных индивидуальных различий и изменений и уничтожение вредных я назвал Естественным отбором" (1937, 128). Дарвин не видел пределов деятельности природного отбора.

2.12. Возникновение адаптации по Дарвину

Строение и функции организмов есть результат действия естественного отбора на бесчисленные поколения организмов. Под влиянием природного отбора возникли разнообразнейшие приспособления (адаптации). Они служат для защиты, размножения, расселения, питания.

Дарвин приводит такие примеры адаптации. Насекомые, которые питаются листьями, — зеленые, а те, которые питаются корой, - пятнисто-серые. Альпийские куропатки зимой белые. Красный шотландский тетерев окрашен под цвет вереска. Насекомые могут напоминать лист, сучок дерева, палочку Это помогает им не стать жертвой врагов, которые разыскивают жертву с помощью зрения.

2.13. Целесообразность по Дарвину

В предметном указателе к "Происхождению видов" термин "целесообразность" не указывается. Тем не менее проблема целесообразности в дарвинизме считается центральной. К тому же, считается, что Дарвин имеет историческую заслугу в объяснении целесообразности, так как проблема целесообразности — это проблема любой гипотезы эволюции. Проблема целесообразности древняя:

она существует со времен Аристотеля. Это связано с тем, что это явление имеет телеологическое, теологическое и дарвиновское объяснение. Последнее заключается в том, что организмы имеют такую организацию, которая полезна в данных условиях, т. к. обеспечивает их выживание и размножение. Целесообразность есть результат естественного отбора. Под контролем естественного отбора каждое существо становится все более соответствующим природным условиям. На острове Мадейра из 550 видов жуков 220 видов были бескрылыми. Из 29 местных родов не менее, чем в 23, все виды бескрылые. Бескрылость мадейр-ских жуков — результат действия естественного отбора. Главный фактор естественного отбора в этом случае — сильные морские ветры, которые уносят крылатых особей в море. Отбор сохранил и крылатых — тех, которые имеют целесообразное поведение: не летают во время ветра или прячутся в защищенных от ветра местах.

Целесообразность относительна. Жало пчелы - несовершенное средство зашиты против млекопитающих: жало отрывается, а это ведет к гибели пчелы. Зеленая окраска кузнечика хорошо его маскирует в зеленой траве, но на фоне высохшей травы это насекомое хорошо заметно. Жгучие волоски крапивы защищают ее от поедания улитками и млекопитающими, однако они не защищают крапиву от гусениц бабочки крапивницы. В природе нет абсолютно приспособленных организмов и адаптации. Заяц-беляк хорошо виден на фоне темных стволов леса в случае невыпадения снега. Ночные бабочки летят на огонь и при этом гибнут. Это связано с тем, что они собирают нектар в основ-

ном со светлых цветков, хорошо заметных ночью. Стриж не может взлететь с ровной поверхности, так как у него длинные крылья и очень короткие ноги. Верблюжья колючка хорошо защищена колючками, но ее охотно поедают верблюды и козы. Ядовитых змей поедают ежи, мангусты, некоторые птицы. Относительность целесообразности обусловлена тем, что среда (рельеф, климат, состав флоры и фауны) не постоянна. Адаптации, выработанные в одних условиях существования, теряют свою ценность при изменении условий жизни. В новых условиях естественный отбор изменяет направление, и отбороценными признаками становятся новые варианты признаков и новые адаптации.

2.14. Половой отбор

У многих рыб и птиц яркая окраска отдельных частей тела самца служит для самки стимулом, без которого не может начаться спаривание. Особи, имеющие вследствие изменчивости более мелкие и менее яркие пятна, голос или светящиеся точки, оказываются в ином положении по сравнению с особями, у которых эти признаки выражены более масштабно или сильно. Самки предпочитают более ярко окрашенных, певучих, танцующих. Успех в процессе спаривания и размножения более нарядных самцов послужил причиной возникновения экстравагантных, а иногда и абсурдных, с точки зрения человека, украшений у самцов птиц (павлин, петух, индюк, райские птицы).

Половой отбор — это отбор вторичных половых признаков в результате активной борьбы самцов за самку или выбора самками самцов для спаривания. Борьба за самку имеет место среди насекомых (осы, пчелы, жуки-олени, бабочки-переливницы, пилильщики), у рыб (колюшка) и рептилий борьба за самку происходит редко. У птиц и млекопитающих борьба широко распространена.

Соавтор Ч. Дарвина по открытию принципа естественного отбора А. Р. Уоллес не согласился с Дарвином по вопросу о половом отборе. Уоллес считал (сейчас так считают все), что дарвиновский половой отбор — это тот же естественный отбор. Уоллес объяснил эффекты полового отбора экологическими причинами. В своей "Теории птичьих гнезд" (1867) Уоллес показал закономерную связь между типом птичьих гнезд и окраской самок. Оба пола окрашены ярко у тех видов птиц, которые строят гнезда в укрытиях (зимородок — гнездо в обрывистом берегу, дятел — гнездо в дупле, сизоворонка -гнездо в расщелине). У тех же видов, у которых самка высиживает птенцов в открытых гнездах, окраска криптическая — сходная с фоном. Такое отклонение в окраске самок, по Уоллесу, — результат естественного отбора, а не полового.

2.15. Дивергенция

Латинское слово "дивергентиа" означает расхождение. Термин "дивергенция" Дарвин употребил для обозначения расхождения признаков у организмов, которые происходят от общего предка, для обозначения процесса, который ведет к расчленению исходного таксона на несколько дочерних. Понятие "дивергенция" было предложено независимо друг от друга Ч. Дарвином и А. Уоллесом.

Дивергентность эволюционного процесса Дарвин вывел из факта разнонаправленной изменчивости, преобладающего размножения отдельных особей, избирательного выживания отдельных — определенных — особей в многочисленных поколениях. С помощью дивергенции Дарвин объяснил возникновение новых видов из одного родона-чального вида. Это происходит вследствие того, что в разных группах вида отбор имеет разное направление. Это обуславливает расхождение признаков у потомков. Принципом дивергенции объясняется багатство форм жизни, пути освоения разнообразных территорий и акваторий. Благодаря дивергенции между крайними вариантами одного вида образуется разрыв, затем формируются разновидности, которые со временем становятся самостоятельными видами. Таким образом, дивергенция вследствие природного отбора приводит к дифференциации видов и их специализации.

С помощью дивергенции Дарвин объяснил, как возникли разнообразные породы и сорта. Принцип дивергенции Дарвин использовал для установления принципа мо-нофилии — происхождения всех живых организмов от единого "корня".

Г. Осборн предложил использовать термин "адаптивная радиация" вместо термина "дивергенция". Используется и термин "иррадиация". Это связано с тем, что некоторые авторы истолковывают дарвиновскую дивер-генцию как процесс расщепления предкового таксона только на два дочерних. Но на схеме Ч. Дарвина имеются таксоны, которые в течение многих поколений вообще не расщепляются, есть такие, которые расщепляются на два, на три или более дочерних таксонов.

2.16. Видообразование по Дарвину

Явления, которые Ч. Дарвин наблюдал во время кругосветного путешествия на "Бигле", убедили его в том, что виды растений и животных не постоянны. С видообразованием во времени Дарвин познакомился во время палеонтологических экскурсий и раскопок в Южной Америке. Там он видел гигантских ленивцев и броненосцев. С видообразованием в пространстве Дарвин познакомился на Галапагосских островах, где он изучал дивергенцию вьюрков. После возвращения из путешествия Дарвин утвердился в непостоянстве видов в процессе изучения разведения одомашненных растений и животных.

Дарвин писал: "В начале моих исследований мне представлялось вероятным, что тщательное изучение домашних животных и растений представило бы лучшую возможность разобраться в этом. И я не ошибся". "Нет никакого основания считать, что принципы, столь действенные при одомашнении, не могли бы проявить свое действие в природе". Так через искусственный отбор Дарвин пришел к

идее естественного отбора.

Механизм дарвиновского видообразования.

1. Разнонаправленная индивидуальная изменчивость

организмов одного вида.

2. Только те изменения, которые так или иначе полезны, сохраняются природным отбором: природные факторы действуют постоянно, незначительные изменения суммируются и приводят к значительным изменениям признаков. Процесс избирательного выживания и размножения на протяжении многочисленных поколений приводит

к появлению разновидностей.

3. Ясно выраженная разновидность, по Дарвину, — "зарождающийся вид". Разновидности, которые в некоторой степени более различаются между собой и в некоторой степени постоянны, Дарвин рассматривал в качестве ступеней к подвидам (географическим расам), а затем - к видам. Конкуренция имеет место между разновидностями, подвидами, видами. Стечением времени, через тысячи поколений, одни разновидности образуют только один вид, другие — два или три, а третьи вымрут. Каждый вид возникает только один раз и в одной области.

2.17. Значение дарвинизма

1.4. Р. Дарвин собрал множество сведений и неоспоримых доводов для доказательства процесса исторического развития жизни — процесса органической эволюции, постоянно протекающей в природе.

2. Дарвин открыл причину эволюции — естественный отбор.

3.Дарвин строго научно объяснил целесообразность, найдя вместе с Уоллесом альтернативу креационистской точке зрения.

4. Дарвин показал, что вид не может быть постоянным:

каждый вид, постепенно изменяясь, может дать начало новому или нескольким видам. Дарвин предложил механизм видообразования — естественный отбор.

5. Дарвин заменил метафизический взгляд на изменчивость видов эволюционным.

6. Учение Ч. Дарвина вызвало полную перестройку биологии: морфология и эмбриология начали бурно развиваться, появились новые науки (сравнительная эмбриология, сравнительная анатомия, экология).

7. Учение Ч. Дарвина оказало влияние на философию. В последней главе "Происхождения видов" Дарвин высказал предположение, что, "когда

воззрения, развиваемые мною в этой книге, а также м-ром Уоллесом... сделаются общепринятыми, это будет сопровождаться, как мы смутно предвидим, глубоким переворотом в области естественной истории" (1937, 721). Это предположение вполне подтвердилось.

РАЗДЕЛ IV. НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Глава 1. Наследственность

Глава 2. Изменчивость

Глава 1. Наследственность

1.1. Терминология

Плазмотип (греч. плазма — образование, вылепленное) - плазмон, совокупность плазмогенов — внехромосомных генов, которые имеются в цитоплазме, пластидах, мито-хондриях.

Фенотип (греч. фаино — являю, показываю и типос — тип, отпечаток) — совокупность признаков и свойств организма, которая возникла в онтогенезе в процессе взаимодействия генотипа и условий существования.

Хромотип (греч. хрома — цвет и типос - тип, отпечаток) — совокупность всех генов, которые локализованы в хромосомах

1.2. Понятие о наследственности

Наследственность — это способность живых организмов передавать потомкам морфологические, физиологические, биохимические, зтологические признаки, особенности онтогенеза и обмена веществ. Благодаря наследственности обеспечивается материальная и функциональная преемственность в непрерывном ряде поколений. Внешним проявлением наследственности есть структурное и фенотипическое сходство родителей и потомков и всех особей, связанных родством. Сходство между родителями и детьми не ограничивается тем, что они имеют одинаковые видоспецифичные признаки. Часто дети похожи на родителей мельчайшими индивидуальными особенностями. Это связано с тем, что наследственность есть сложный длительный процесс воплощения генетической программы в процессе онтогенеза в признаки организма. По своей сути наследственность есть "повторение в последовательных поколениях одинаковых форм обмена" (Э. Виль-^н). Обмен веществ контролируется ферментами, а их структура и структура белков контролируется нуклеиновыми кислотами. Потомки получают программу обмена в форме молекул ДНК. На этой основе они воспроизводят специфические признаки и свойства. То есть наследственность обусловливается генотипом.

1.3. Понятие о генотипе

Генотип — это совокупность всех генов данной клетки, данного организма. Генотип состоит из хромотипа и плаз-мотипа. Генотип (идеотип) — это генетическая конституция, наследственная система, которая обусловливает развитие фенотипа. Так как генотип есть единая сложная система взаимодействующих генов, проявление каждого гена зависит от других генов, от генетической среды. Проявление гена зависит также от факторов внешней среды. Поэтому генотип определяет наследование нормы реакции по всем признакам. Вследствие этого организмы с одинаковыми генотипами, при развитии в различных условиях, имеют отличающиеся признаки. Например, красный цвет лепестков примула имеет при выращивании при температуре

15—20° С, белый — при выращивании при 30-35° С. Количество генов в генотипе разных организмов различно: у вирусов — десятки-сотни, у бактерий - тысячи, удрозофилы -5—15 тыс., а у человека — 20—100 тыс.

Генотип - это целостная, исторически сложившаяся система. Эти качества генотип приобрел в процессе эволюции.

Генотип каждого организма, через фенотип, постоянно контролируется естественным отбором: выживают и дают более многочисленное и плодовитое потомство лишь те организмы, у которых взаимодействие генов между собой и условиями среды наиболее гармонично.

1.4. Понятие о фенотипе

Фенотип — совокупность признаков и свойств организма, которая формируется в онтогенезе в процессе взаимодействия генотипа и условий внешней среды. Фенотип - это проявление части генотипа в виде признаков. Признак — это любая особенность морфологии, физиологии, этологии, биохимии. Ранние генетики представляли взаимоотношения гена и признака просто: "Один ген контролирует развитие одного признака". Позднее, после работ Бидла и Татума (1945), общепринятой стала концепция "один ген — один белок", "один ген — один фермент". В настоящее время общепринятой есть концепция "один ген -одна полипептидная цепь". Процессу формирования признака присуща многоэтапность. Например, окраска волос млекопитающих зависит от пигмента меланина. Этот пигмент синтезируется из аминокислот фенилаланина и тирозина. Фенилаланин гидроксилазой превращается в тирозин. Тирозиназа превращает тирозин вДОФА. Затем следует еще 6 промежуточных синтезов, и только после этого образуется меланин. Но синтез ферментов также определяется генами. К тому же под генетическим контролем находится время, количество и место синтеза пигмента. Гены также контролируют распределение меланина по длине волоса (равномерное - черный цвет, неравномерное — серый) и по его толщине.

На фенотипическое проявление гена влияют:

1. Состояние аллеля (рецессивный аллель проявляется только в доминатном состоянии).
2. Полное доминирование доминантного аллеля.
3. Неполное доминирование доминантного аллеля.
4. Кодоминирование.
5. Сверхдоминирование.
6. Множественность аллелей данного гена.
7. Пенетрантность.
8. Экспрессивность.
9. Полигения.
10. Взаимодействие неаллельных генов (комплементарность, эпистаз).
11. Воздействие генов-ингибиторов, генов-регуляторов, генов-модификаторов.

12. Плейотропное воздействие гена.

Таким образом, наследуются не признаки, а гены. Признак детерминируется генами, но признак появляется медленно; он формируется в онтогенезе, в процессе взаимодействия с условиями среды.

Фенотип любого организма различен в эмбриональном периоде, после рождения, во время полового созревания, в старости. В отличие от генотипа, фенотип формируется в процессе онтогенеза.

Глава 2. Изменчивость

2.1. Терминология

Корреляция (лат. коррелатио — соотношение) — взаимозависимость строения и функций клеток, тканей, органов у живых организмов.

Морфозы (греч. морфе — форма, образ, вид) — неадаптивная ненаследуемая тератологическая изменчивость, возникающая под влиянием внешних факторов.

Фенокопия (греч. фаино — вид, показывать и лат. копии — большое количество) — ненаследуемое изменение фенотипа, которое возникает под влиянием внешних факторов и внешне имеет сходство с мутацией, как бы мутация.

Экофенотип (греч. оикос — дом, родина + фаино —показываю и типос — отпечаток, образец) — адаптивная модификация фенотипа в ответ на воздействие условий обитания.

2.2. Понятие об изменчивости

Изменчивость - непостоянство признаков у особей одного вида. Хвоя у ели сибирской бывает зеленой, голубой, сизой, желтой, белой. Все люди отличаются по форме ушей. а также по тембру голоса, отпечатку губ, дактилоскопическому рисунку Варьирует все: число позвонков, число ребер, мышц, форма и количество ответвлений в крупных кровеносных сосудах. Вариабельность признаков характерна не только такому виду, как человек, — наиболее изученному организму Варьируют признаки у всех организмов. Благодаря изменчивости постоянно существуют различия между особями одного вида, между предками и потомками. Изменчивости подвержены любые признаки организмов: морфологические, физиологические, биохимические, поведенческие, кариотипические, количественные и качественные.

Фактически вся история биологии есть история изучения изменчивости. Древнегреческие натурфилософы попытались осмыслить многообразие живых организмов. Платон: изменчивость — следствие неточности копирования идеи. Фалес, Анаксимандр, Анаксимен: многообразие — следствие многообразных превращений материи. Гераклит: "Все течет, все изменяется" вследствие борьбы внутренних противоречий.

Изменчивость есть фундаментальное свойство живых организмов. Она лежит в основе развития живой природы. Эволюция по Дарвину — это превращение изменчивости среди особей в изменчивость групп в пространстве и во времени. Дарвин посвятил изменчивости три главы "Происхождения видов".

Термин изменчивость имеет два смысла: I) изменчивость — как состояние, как различие между особями и их группами; 2) изменчивость - как процесс, процесс возникновения различий между организмами одного вида (Филипченко). Выделение индивидуальной изменчивости как главной

сущности живого, по Майру, есть главное отличие современной эволюционной мысли от типологической доктрины прошлых лет.

2.3. Классификация изменчивости с точки зрения современной генетики

В настоящее время считается, что в основе изменчивости лежат:

1. Изменение самого генотипа в результате мутаций гснов, хромосом, всего генома. 2. Взаимодействие аллель- Основы эволюционной теории

ных генов. 3. Взаимодействие неаллельных генов. 4. Изменение функционирования генотипа под влиянием внешней среды.

В соответствии с этими причинами изменчивость делят на генотипическую и модификационную. Генотипическую изменчивость можно определить как изменчивость, возникающую вследствие изменения генотипа. Ее подразделяют на мутационную и комби нативную. Мутационная изменчивость — это изменчивость, возникающая вследствие мутаций. В мутационной изменчивости выделяют изменчивость, возникающую вследствие мутаций генов, изменчивость, возникающую вследствие мутаций хромосом, и изменчивость. возникающую вследствие изменения числа хромосом.

I. Изменчивость, возникающая под влиянием генных (точечных) мутаций.

Этот вид мутаций изменяет состав триплетов ДНК или их количество. Благодаря плейотропии может вызвать значительное фенотипическое изменение признака или гибель организма. Например, серповидноклеточная анемия вызывается заменой в бета-цепи (одной из четырех цепей) гемоглобина, в 6-м положении, отрицательно заряженной глутаминовой кислоты на нейтральный валин.: ЦТЦ или ЦТТ в результате точечной мутации становятся ЦАТ или ЦАЦ. Гетерозиготы астеничны, селезенка уменьшенная. возникает желтуха, закупорка капилляров, эритроциты становятся серповидной формы - они легко ломаются н капиллярах и переносят меньше кислорода. Гомозиготы по этому рецессивному гену погибают.

II. Изменчивость, возникающая вследствие хромосом^ ных перестроек.

а) делеция (потеря внутреннего участка хромосомы) и 21-й хромосоме ведет к злокачественной анемии;

б) дефишенси (концевая нехватка короткого плеча хромосомы № 5 ведет к синдрому "кошачьего крика", нарушению физического и умственного развития);

в) дупликация ведет к увеличению дозы гена (благодаря дупликации человек имеет в молекуле гемоглобина не только цепи альфа-, бета-, но и гамма-, и дельта-цепи);

г) инверсии при водят к появлению дицентриков и фрагментов без центромеры. Это ведет к гибели зиготы;

д) транслокации ведут к разным последствиям. Одно из них - появление мобильных генетических элементов ("прыгающих генов", влияющих на фенотипическое проявление соседних генов). У человека транслокация 21-й хромосомы на 13, 14, 15 у женщин и 21-й на 22-ю у мужчин ведет к синдрому

Дауна: развит эпикант, физическая и умственная отсталость.

III. Изменчивость вследствие изменения количества хромосом в кариотипе.

Это полиплоидия. При анэуполиплоидии (гетерополи-плоидии) количество отдельных хромосом увеличивается или уменьшается. Это ведет к изменению фенотипа. У человека меняется фенотип и психические свойства личности.

Так, при синдроме Дауна больной имеет три хромосомы № 21, а в хромосомном наборе не 46, а 47 хромосом. Трисомия по 22-й хромосоме вызывает шизофрению. При синдроме Клейнфельтера, в случае наличия в хромосомном наборе трех или четырех Х-хромосом (XXXY, XXXXY), наблюдается идиотизм.

При эуполиплоидии (автополиплоидии) может наблюдаться гигантизм. Автополиплоиды имеют увеличенные клетки, увеличенные вегетативные и генеративные органы, увеличенные семена. Эуполиплоиды возникают под влиянием внешних факторов (температуры, химических веществ, механических повреждений генеративных органов растений). Многие цветковые растения — полиплоиды. Так, в роде картофеля имеются формы с 2п = 24, 48, 72 при основном исходном числе хромосом равном 12. Полипло-идов много и среди остальных растений. Так, калифорнийская секвоя — гексаплоид (6х = 66). Полиплоиды устойчивы к экстремальным неблагоприятным условиям. Поэтому число полиплоидов растет по направлению к северу (в Скандинавии - 53,6 %, на Таймыре — 72 %, на Шпицбергене — 80 %). Количество полиплоидов растет и в высокогорных районах (на Кавказе - 50,5 %, на Алтае — 62,9 %, на Памире - 85,9 %).

Аллополиплоиды (амфиплоиды) имеют в своем карио-типе хромосомные наборы двух таксонов. Поэтому в их фенотипе сочетаются признаки обоих видов. Например, у сливы — аллотетраплоида алычи и терна. У рябинокизильника сочетаются признаки рябины и кизильника.

2.4. Комбинативная изменчивость

Это изменчивость, возникающая в результате перекомбинирования генов в процессе полового размножения. По Дарвину — это изменчивость вследствие скрещивания. Ее еще называют рекомбинативная изменчивость. Комбинативная изменчивость есть следствие трех процессов:

а) независимого расхождения хромосом при мейозе;

б) случайного сочетания хромосом при оплодотворении;

в) рекомбинации генов при кроссинговере.

Гены при комбинативной изменчивости не изменяются, но возникают новые их сочетания, что и приводит к появлению организмов с новыми фенотипами.

Особь гетерозиготная по п одинаковым генам дает 2" типов гамет. Число

различных фенотипов при моногибридном скрещивании и при полном доминировании равно двум, при дигибридном — 4, при тригибридном — 8 (2^3), при десятигибридном (п = 10) — 1024. В гаметах эукариотичес-ких организмов — десятки-сотни тысяч генов, и они могут дать чудовищное количество вариантов при скрещивании.

Комбинативная изменчивость имеет колоссальное значение для эволюционных процессов: 1. Она постоянно изменяет признаки. 2. При взаимодействии неаллельных генов создает новые признаки. 3. Повышает жизнеспособность потомства. 4. Снижает и нейтрализует вредное действие мутаций.

2.5. Коррелятивная изменчивость

Корреляция — взаимозависимость строения и функций клеток, тканей, органов у живых организмов. Корреляция была известна Аристотелю. Он писал: "Природа не может направлять один и тот же материал одновременно в разные места. Расщедрившись в одном направлении, она экономит в других".

Принцип корреляции сформулировал Ж. Кювье в 1809 году: "Всякое организованное существо представляет нечто целое, единую и замкнутую систему, части которой взаимно соответствуют. Ни одна из этих частей не может измениться без того, чтобы не изменились другие". Дарвин писал о соотносительной — коррелятивной — изменчивости и привел много примеров. Сейчас выяснено, что причиной корреляций есть плейотропия — свойство генов влиять на формирование не одного, а многих генов. Например, длинноногие животные имеют и длинную шею, волосатость тела у человека сопровождается ненормальным развитием зубов, чем больше длина тела у свиней, тем тоньше сало, яйценоские куры имеют мелкие яйца, горох с пурпурными цветами имеет красные пятна в пазухах листьев, окраска подсемядольного колена у сеянцев яблони связана с окраской плодов, скороспелость у злаков связана с низкой урожайностью. У гороха ген А контролирует развитие пурпурной окраски цветков, темной кожуры семян, антоцианового пятна у основания прилистников. У томатов ген ГАП обусловливает: рыхлый куст, тонкие побеги, мелкие листья, мелкие цветки. У желтой мыши ген желтой окраски у гетерозигот обусловливает замедленный обмен веществ, склонность к ожирению, увеличение размеров скелета, устойчивость к заболеванию раком молочной железы. Группа крови у человека в системе АВО связана с некоторыми заболеваниями. Люди с первой группой крови (00) предрасположены к заболеванию язвой двенадцатиперстной кишки и очень восприимчивы к чуме. Среди людей со второй группой крови много заболевших Раком желудка. Люди А группы очень восприимчивы к чуме.

Дарвин пишет: "Кошки с голубыми глазами обычно глухие". Сейчас выяснено механизм этой корреляции. Нерв-мая трубка образуется из эктодермы. В нервной трубке зародыша формируются меланобласты - предшественники меланоцитотов. Позднее меланобласты мигрируют к за-

чаткам волосяных фолликул. Мутация доминантного гена блокирует процесс миграции - и котенок рождается белым. Но эта же мутация подавляет транспорт и других производных нервной трубки. Это приводит к неправильному развитию слуха и других органов чувств. Охотники выбирают щенков с темным, сильно пигментированным небом — это интегральный показатель хорошего развития органов чувств. Есть кошки белые, но не с голубыми глазами. Белый цвет в этом случае есть результат взаимодействия неаллельных генов.

Фенилкетонурия — нарушение обмена аминокислоты фенилаланина. Это нарушение возникает в результате того, что ген, контролирующий синтез фермента гидрокси-лазы, превращающего фенилаланин в тирозин, блокирован — не производит фермент или дает его в недостаточном количестве, или фермент имеет изменения в химической структуре. Из-за этого фенилаланин накапливается в крови. В результате дезаминирования в крови образуется много фенилпировиноградной кислоты, которая блокирует ряд реакций в мозговой ткани, что в конце концов ведет к слабоумию. Так как цепь синтеза меланинов прервана, больные имеют белые волосы и непигментированную кожу Недостаток тирозина ведет к кретинизму и зобу.

2.6. Модификационная изменчивость

Модификационния изменчивость — это ненаследуемая изменчивость, возникающая вследствие изменения функционирования генотипа под влиянием факторов существования. Любой абиотический фактор может вызвать модификацию — ненаследуемое изменение признака. Температура: одуванчик при температуре 4—6° С имеет листья глубоковырезанные, а при 15-18 — цельюкрайние. Свет: у стрелолиста подводные листья лентовидные, поверхностные — сердцевидные, воздушные — стреловидные. При отсутствии света листья у растений этиолированные.

Соленость: в пресноводных водоемах морской рак артемия не отличим от пресноводного рака бранхипуса, т. к. добавляются членики брюшка и изменяется число щетинок — признаки, имеющие таксономическое значение. Избыток меди в почве вызывает посинение лепестков у розы. Избыток цинка и свинца вызывает махровость цветков.

Избыток никеля ведет к полной редукции лепестков или всего околоцветника. Если интенсивно кормить медицинскую пиявку ее длина достигает 44 см (обычный размер - 12 см). При недостатке в почве железа у растений наблюдается хлороз.

Некоторые факторы среды могут вызвать исчезновение органа, изменить пол организма. Белокачанная капуста в условиях жаркого климата не образует качан. У огурца верхние цветки потенциально женские, но при длинном дне и высокой температуре они становятся мужскими. Тибетская ящерица круглоголовка на высоте 2 тыс. м размножается, откладывая яйца, а на высоте 4 тыс. м круглоголовка размножается живорождением. У некоторых видов три-

тонов при температуре 30—32 "С личинки — генотипичес-кие самки — становятся самцами, а генотипические самцы - самками. Влияние температуры на детерминацию пола отмечено у черепах и у змей (Писанец, 1990).

Несмотря на то, что все модификации — это результат изменения факторами среды функционирования генотипа, в модификационной изменчивости выделяют такие явления, как экофенотипы, фенокопии, морфозы, сезонную изменчивость.

Экофенотипы - адаптивная модификация фенотипа в ответ на воздействие условий обитания. Особи устриц, растущие в спокойной воде, имеют округлую и широкую форму раковин, а обитающие в приливно-отливной зоне или в зоне сильного течения имеют узкие и продолговатые раковины. Если устрицы находятся на обсыхающем рифе, нижняя створка имеет более углубленную вогнутую форму На известняках раковины устриц тяжелее и имеют иную Форму, чем у тех, которые выросли в водах, бедных известью. При повышении температуры среды кожа у травиной лягушки темнеет. Ветер в сочетании с низкой температурой формирует флагообразные кроны у деревьев.

Фенокопия — ненаследуемое изменение фенотипа, которое возникает под влиянием внешних факторов и своим проявлением подобно мутации, как бы мутация. Фенокопии — это модификации, которые соответствуют известным мутациям. Добавление к корму личинок дрозо-филы солей нитрата серебра ведет к пожелтению тела и щетинок, как у мух с мутацией еллоу Под влиянием температурного шока, которому подвергались предкуколки и куколки дрозофилы, вылупились мухи с закрученными кверху крыльями, с вырезками на маленьких крыльях, растопыренными крыльями. Они напоминали мутантов нескольких линий. Есть куры с желтыми клювом, ногами, кожей, жиром. Они — гомозиготы по рецессивному гену (рр). Если в корме не хватает каротиноидов, то у таких кур жир становится белым, а клюв, ноги и кожа — светлыми, как у кур, имеющих доминантный ген (РР, Рр).

Морфозы — неадаптивные, ненаследуемые тератологические изменения организма под влиянием внешних факторов. Это экспериментально индуцированные фено-копии. Радиация, высокие температуры, химические вещества, лекарственные препараты в ранние периоды развития действуют как тератогенные факторы — они вызывают уродства. 32 % детей у матерей-алкоголиков страдают карликовостью, микроцефалией, умственной отсталостью, имеют дефекты конечностей, суставов, пороки сердца, аномалии головы и лица. Женщины, которые употребляли снотворное талидомид во время беременности (критический день — тридцатый), родили тысячи уродов. Дети были с короткими деформированными конечностями, дефектами ушей, внутренних органов. Эти уроды — морфо-зы, индуцированные талидомидом, — копировали наследственно обусловленную фокемию (наследственное заболевание, которое встречается в отдельных семьях в Бразилии). Из личинок, которые развиваются при 15° С, вылупляются дрозофилы с зачаточными крыльями, как У особей гомозиготных по рецессивному гену зачаточности крыльев. Если яйца рыб или амфибий поместить в раствор, в котором много

хлорида магния, развивается циклопия, так как магний хлор тормозит развитие переднего мозгового пузыря зародыша.

Сезонная изменчивость — это внешнее отличие особей различных поколений одного вида, существующих в разные сезоны. Например, у зайца-беляка, горностая, ласки, полярной куропатки имеется сезонная покровительственная окраска: они белеют зимой и темнеют на лето. Механизм формирования сезонной окраски у этих организмов такой. В цепи синтеза пигмента меланина участвует фермент тирозиназа. Тирозиназа у зайца-беляка в результате мутации становится неактивной при высокой температуре, поэтому цепь синтеза пигмента летом прекращается. И после осенней линьки на зайце остаются непигментированные волосы. Зимой температура среды низкая, тирозиназа активна, идет синтез пигмента. После весенней линьки заяц становится серым. Особи с немутант-ной тирозиназой элиминируются хищниками (естественным отбором). Наличие мутантной тирозиназы, не функционирующей при температуре более 37 "С, вызывает по-беление участков тела у сиамских кошек, морской свинки, гималайских кроликов, у некоторых пород собак, у нейроспоры (гриб). У бабочек есть весенние, летние и осенние поколения. Для дафний, коловраток характерен цикло-морфоз, связанный с температурой воды и зависящей от нее плотностью.

Значение модификационной изменчивости.

1. Модификационная изменчивость увеличивает адап-'ированность организмов.

2. Модификационная изменчивость позволяет нетоль-;о выжить организмам, но и произвести потомство.

3. Благодаря модификационной изменчивости популя->ия получает отсрочку элиминации до приобретения (в результате мутационного процесса, или потока генов, или •екомбинации генетических вариантов) нужного изменения признака, позволяющего успешно выживать и давать размножающееся потомство.

2.7 Норма реакции генотипа

Наследуется не признак как таковой, а способность генотипа давать какой-нибудь признак в результате взаимодействия с условиями среды. Генотип реагирует на воздействие факторов внешней среды в определенном диапазоне. Поэтому каждый признак имеет несколько вариантов, несколько модификаций. Норма реакции - это диапазон модификационной изменчивости, пределы модификационной изменчивости. Фактически норма реакции — это размах, спектр модификаций, который может произвести генотип под влиянием внешних условий. Норма реакции генотипа — это пределы колебаний данного фактора среды, в которых возможна реализация генетической программы по данному признаку в виде какого-либо признака.

На поле, расположенном на косогоре, засеянном кукурузой, наблюдается

различие в величине растений, растущих в низине (у речки) и на возвышенности. Растения будут различаться размером листьев, размером початков. В засушливый год различия будут особенно разительны. По признаку "всхожесть" горох и тыква имеют разные нормы реакции. У гороха всходы появляются в температурных пределах +2...44 "С, а у тыквы — +14...46 "С. Норма реакции для признака "длительность сохранения всхожести":

для дуба - 1 год, для ели - 5 лет, для ржи - 10 лет. В тридцатых годах XX столетия Т. Д. Лысенко обещал создать для Сибири высокоурожайные озимые сорта пшеницы. Но обещание осталось невыполненным, так как норма реакции пшеницы на зимние условия в Сибири недостаточная. У ржи норма реакции на эти условия шире, и она дает в Сибири высокие урожаи.

Важнейшая особенность нормы реакции генотипа в том, что многие из ее "ответов" — вариантов признаков -имеют адаптивный характер. Это дает возможность жить и размножаться в колеблющихся условиях среды.

РАЗДЕЛ V. СИНТЕТИЧЕСКАЯ ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ

Синтетический характер дарвинизма

Хронография

Кризис дарвинизма в начале XX века

Глава 1. Биологические системы и уровни

Глава 2. Популяционно-видовой уровень эволюции

Глава 3. Элементарный эволюционный материал и элементарные эволюционные факторы

Глава 4. Естественный отбор

Глава 5. Микроэволюция

Глава 6. Вид

Глава 7. Видообразование

Синтетический характер дарвинизма

Дарвин осуществил первый синтез биологических наук, так как он черпал конкретный материал из систематики, анатомии, эмбриологии, физиологии, палеонтологии, биогеографии. То есть дарвинизм возник путем синтеза огромной массы разнообразных биологических сведений. Используя палеонтологические, сравнительно-анатомические, эмбриологические и зоогеографические данные, Дарвин смог объяснить такие процессы, как возникновение и развитие видов, адаптации, возникновение человека.

Синтетический характер дарвинизма в том, что он возник и развился в результате обобщения фактического материала всех частных биологических дисциплин.

Хронография

1865 г. Грегор Мендель **открыл закономерности** наследования признаков.

1900 г. Эрих Чермак (Австрия), Карл Эрих Корренс (Германия), Гуго де Фриз (Голландия) переоткрыли законы Менделя, началась эпоха интенсивных генетических исследований. Рождение генетики как науки.

1901 г. Де Фриз предложил термин "мутация".

1902 г. Т. Бовэри выдвинул теорию индивидуальности хромосом, использованную позже для обоснования хромосомной теории наследственности.

1902 г. У. Сеттон и Т. Бовэри, сравнив поведение хромосом в митозе и мейозе, обосновали гипотезу хромосомной наследственности.

1905 г. Выходит работа С.С.Четверикова "Волны жизни".

1906 г. У. Бэтсон (Бейтсон) на III Международном конгрессе по гибридизации предложил науку, изучающую наследственность, называть генетикой.

1908 г. Англичанин Харди и немец Вайнберг формулируют закономерность, ныне носящую их имена.

1908 г. Датчанин В. Иоганнсен предложил менделев-скую единицу наследственности — "наследственный фактор" именовать "ген".

1911 г. Американцы Т. Г. Морган, Г. Меллер, А. Стер-тевант, С. Б. Бриджес создали хромосомную теорию наследственности, экспериментально доказав, что основными носителями генов есть хромосомы.

1926 г. С. С. Четвериков публикует работу "О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики". В этой работе Четвериков показал, что: 1. Мутационный процесс постоянно происходит в природных популяциях. 2. Большинство вновь возникших мутаций понижает жизнеспособность. Изредка возникают мутации, повышающие жизнеспособность организмов. 3. В условиях свободного скрещивания вид достаточно устойчив и сохраняет соотношение частот генов. 4. Каждая рецессивная мутация "впитывается" видом в гетерозигот-ном состоянии и при отсутствии отбора может сохраняться неограниченно долго. 5. Гетерозиготность по разным аллелям разных генов "пропитывает вид". 6. Наиболее проявляется генотипическая изменчивость. 7. Многочисленный вид распадается на ряд небольших, изолированных колоний. 8. Изоляция наряду с наследственной изменчивостью "является основным фактором внутривидовой, а следовательно, и межвидовой дифференциации".

9. Наиболее обычна пространственная изоляция, хотя есть и временная, и экологическая. 10. Приспособительная эволюция без изоляции ведет к трансформации вида, а не к дивергенции. 11. Панмиксия ведет к повышению полиморфизма вида.

1930 г. Р. А. Фишер опубликовал работу "Генетическая теория естественного отбора".

1930 г. Дж. Б. С. Холдейн опубликовал книгу "Генетическая теория эволюции".

1931 г. Р. А. Фишер опубликовал "Факторы эволюции".

1932 г. Холдейн публикует работу "Причины эволюции". 1932 г. Сьюэл Райт публикует работу "Эволюция в мен-делевских популяциях".

1932 г. Райт издает книгу "Генетика".

1937 г. Феодосии Григорьевич Добжанский опубликовал в США работу "Генетика и происхождение видов".

1938 г. Иван Иванович Шмальгаузен опубликовал работу "Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии".

1939 г. Шмальгаузен издает книгу "Пути и закономерности эволюционного процесса".

1939 г. С. Д. Дарлингтон опубликовал "Эволюцию генетических систем".

1940 г. Е. Б. Форд опубликовал работу "Полиморфизм и таксономия".

1942 г. Джулиан Хаксли (сын Томаса Гексли, друга Дарвина) издал книгу "Эволюция. Современный синтез", которая и дала термин "синтетическая теория эволюции".

1942 г. Эрнст Майр публикует книгу "Систематика и происхождение видов".

1944 г. Джон Гейлорд Симпсон издает "Темпы и формы эволюции".

1944 г. О. Эвери (Эйвери), М. Мак-Карти, С. Мак-Леод (Лауд) доказали, что ДНК есть вещество; ответственное за передачу наследственных признаков.

1945 г. Б.Мак-Клинток открывает мобильные гены. 1953 г. Джон Уотсон и Френсис Крик, поданным Роза-
линды Франклин и Э. Чаргаффа, уроженца г. Черновцы,
предложили модель строения ДНК.

Кризис дарвинизма в начале XX века

В конце XIX века начался кризис дарвинизма. Причин кризиса было несколько:

1. Многие примеры действия естественного отбора в природе были описаны недостаточно точно: выяснилось, что возможны и иные их объяснения.

2. Гипотеза "пангенезиса", предложенная Ч. Дарвином для объяснения наследования признаков, оказалась несостоятельной: она в общих чертах повторяла взгляды Гиппократа.

3. С. И. Коржинский(1899)и Гуго де Фриз (1901-1903) открыли скачкообразные — мутационные — изменения признаков. Дарвин же считал, что "природа не делает скачков".

4. В 1903 г. В. Иоганнсен опубликовал свою знаменитую работу "О наследовании в популяциях и чистых линиях". В этой работе, сочетающей генетические и статистические методы, исследователь показал бессилие естественного отбора в ч истых линиях. Иоганнсен взял для исследования самоопыляющееся растение фасоль (сорт

Принцесса). Анализировалось наследование веса семян. Этот признак определяется полигенно и очень зависит от факторов среды обитания. Семена исследуемого сорта были взвешены, и по этому признаку был построен вариационный ряд. Вес семян варьировал в пределах 150—750 мг. Семена весом 250—350 мг и 550-650 мг были высеяны отдельно. Иоганнсен в течение 6 лет вел отбор на больший вес семян в линии тяжелых семян. Через 6 лет выяснилось, что вес семян, в среднем, не стал ни легче, ни тяжелее родительского. Шестилетний опыт был проведен нелегкими семенами. Результат был тот же: легкие семена не достигли веса тяжелых. То есть отбор ни в линии тяжелых, ни в линии легких семян не произвел сдвига среднего веса семян. Семена в каждой линии варьировали (имели разные моды, средние арифметические, дисперсии), но в различных пределах. Так экспериментально Иоганнсен доказал неэффективность отбора в чистых линиях.

5. В 1900 году Чермак, Корренс и Гугоде Фриз переоткрыли закономерности наследования, открытые Г. Менделем.

Глава 1. Биологические системы и уровни

1.1. Биологические системы

Система — это множество закономерно связанных друг с другом функциональных элементов, образующих единое целое. Биологическая система представляет собой совокупность упорядочение взаимодействующих и взаимозависимых элементов, образующих единое целое, выполняющее определенную функцию и взаимодействующее со средой и другими системами.

Еще Гегель призывал рассматривать природу как систему ступеней, каждая из которых вытекает из другой. Биологические системы — это клетка, ткань, орган, аппарат, система органов, организм, популяция, экосистема.

Особенности биологических систем: 1. Биологическая система выполняет определенную функцию (биохимическую, физиологическую). 2. Биологическая система обладает свойствами целостности (несводимость свойств системы к сумме свойств ее элементов). 3. Биологическая система состоит из подсистем. 4. Она непрерывно изменяется по сигналам обратной связи (способна к адаптации). 5. Обладает относительной устойчивостью. 6. Способна к развитию - к эволюции. 7. Способна к самовоспроизведению.

1.2. Понятие об уровнях организации живой материи

Уровень организации живой материи — это относительно гомогенные биологические системы, для которых характерны определенный тин взаимодействия элементов, пространственный и временной масштабы процессов. Это функциональное место биологической системы в общей системе живой материи. Концепция об уровнях организации живой материи — это концепция о дифференциации живого вещества планеты на дискретные, соподчиненные структурные множества, которая сложилась в

середине XX века.

В живой природе биологические системы подчиняются принципу иерархичности: уровни организации образуют сложную пирамиду соподчинения — за каждым структурным уровнем следует очередной уровень, но более высокого ранга. Каждый уровень характеризуется специфическими взаимодействиями компонентов и особенностями взаимоотношений с ниже и выше расположенными системами.

1.3. Уровни организации живой материи

Различают такие уровни организации живой материи — уровни биологической организации: молекулярный, клеточный, тканевый, органный, организменный, популяци-онно-видовой, экосистемный.

Молекулярный уровень организации — это уровень функционирования биологических макромолекул - биополимеров: нуклеиновых кислот, белков, полисахаридов, липидов, стероидов. С этого уровня начинаются важнейшие процессы жизнедеятельности: обмен веществ, превращение энергии, передача наследственной информации. Этот уровень изучают: биохимия, молекулярная генетика, молекулярная биология, генетика, биофизика.

Клеточный уровень — это уровень клеток (клеток бактерий, цианобактерий, одноклеточных животных и водорослей, одноклеточных грибов, клеток многоклеточных организмов). Клетка — это структурная единица живого, функциональная единица, единица развития. Этот уровень изучают цитология, цитохимия, цитогенетика, микробиология.

Тканевый уровень организации — это уровень, на котором изучается строение и функционирование тканей. Исследуется этот уровень гистологией и гистохимией.

Органный уровень организации — это уровень **органов** многоклеточных организмов. Изучают **этот** уровень анатомия, физиология, эмбриология.

Организменный уровень организации — это уровень одноклеточных, колониальных и многоклеточных организмов. Специфика организменного уровня в том, что на этом Уровне происходит декодирование и реализация генетической информации, формирование признаков, присущих особям данного вида. Этот уровень изучается морфологией (анатомией и эмбриологией), физиологией, генетикой, палеонтологией.

Популяционно-видовой уровень — это уровень со-вокупностей особей — популяций и видов. Этот уровень изучается систематикой, таксономией, экологией, биогеографией, генетикой популяций. На этом уровне изучаются генетические и экологические особенности популяций, элементарные эволюционные факторы и их влияние на генофонд (микроэволюция), проблема сохранения видов.

Экосистемный уровень организации — это уровень микроэкосистем, мезоэкосистем, макроэкосистем. **На** этом уровне изучаются типы питания, типы взаимоотношений организмов и популяций в экосистеме, численность популяций, динамика численности популяций, плотность популяций, продуктивность экосистем, сукцессии. Этот уровень изучает экология.

Выделяют также биосферный уровень организации живой материи. Биосфера — это гигантская экосистема, занимающая часть географической оболочки Земли. Это мега-экосистема. В биосфере происходит круговорот веществ и химических элементов, а

также превращение солнечной энергии.

1.4. Уровни эволюции

В отличие от многочисленных уровней организации живой материи, уровней эволюции 4—5: организменный, по-пуляционно-видовой, экосистемный, биосферный. Уровни биологической эволюции могут занимать только такие структуры, которые могут существовать независимо. Ни ген, ни органоид не могут существовать вне клетки. Только организм может осуществлять процесс жизнедеятельности, обеспечивать существование тканей, органов и более мелких структур. Организм осуществляет следующие биологические функции: питание, дыхание, выделение, гомеостаз, размножение, изменчивость, самозащита.

Основной процесс на организменном уровне — процесс воплощения наследственной информации в целостный организм в процессе индивидуального развития **при** взаимодействии со средой.

Глава 2. Популяционно-видовой уровень эволюции

2.1. Понятие о популяционно-видовом уровне эволюции

Строгий и достаточно точный анализ любых явлений материального мира возможен лишь тогда, когда удается вычленить и описать элементарные структурные единицы и протекающие в них и между ними элементарные явления.

Наиболее изученным уровнем эволюции есть Популяционно-видовой. На этом уровне выделены: элементарная единица эволюции (популяция), элементарный эволюционный материал (мутации), элементарные факторы эволюции (мутационный процесс, поток генов, популяцион-ные волны, изоляция, дрейф генов, гибридизация, естественный отбор), элементарное эволюционное явление (изменение генотипического и фенотипического состава популяции).

2.2. Популяция — форма существования вида

Популяция — долгосуществующая группировка особей одного вида, объединенная генофондом, ареалом, пан-миксией, эконишей. Популяция есть функциональная единица вида, которая сохраняется как целое, в то время как части ее постоянно замешаются в результате рождения, иммиграции, эмиграции, смерти. Популяция - это биологическая единица. Она входит в состав более сложных систем - биоценозов, экосистем. Популяция выполняет такие функции: рост, гомеостаз, наиболее полное использование природных ресурсов и территории. Популяции животных обычно состоят из структурных групп более низкого ранга: семьи, стада, колонии. Дробление вида на популяции есть приспособление к разнообразию условий в биосфере. Биосфера неоднородна: в ней имеются микроэкосистемы (лесная дождевая лужа), мезоэкосисте-мы (озеро, пруд, болото, дубрава, бор и т. д.), макроэкосистемы (моря, океаны). В связи с пятнистостью условий в биосфере распространение видов, как правило, мозаичное: каждое пятно - это популяция. Вследствие этого вид представляет собой биологическую систему, состоящую из популяций. Популяции возникают в процессе эволюции под действием естественного отбора, который "подгоняет" строение и функцию организмов к условиям местообита-ния в конкретных экосистемах.

2.3. Экологические характеристики популяции

В отличие от особи, популяция характеризуется: половой структурой (соотношением самцов и самок), возрастной структурой (соотношением возрастов), пространственной структурой (распределением особей по территории), численностью, рождаемостью, смертностью, плотностью (количеством особей на единицу площади или объема), эконишей, ареалом, динамикой популяции.

Размер ареала определяется радиусом индивидуальной активности (РИА) — расстоянием по прямой между точкой рождения и точкой смерти большинства особей. Например, РИА ящерицы равен 30 м, моллюска — десяток метров, ондатры — около 400

м, кролика — 3 км, воробья домового — 3 км, зайца-русака — 5 км. У растений РИА определяется по расстоянию, на которое летит пыльца. Например, РИА кукурузы - 15 м, сосны — около 120 м. Форма и площадь ареала в каждом конкретном случае определяется как ландшафтными особенностями местности, так и внутрипопуляционными особенностями, территориальными связями поселенцев. Обычно популяции одного вида отграничены друг от друга либо труднопреодолимыми преградами, либо территориями, которые мало пригодны для обитания особей данного вида.

2.4. Виды популяций

Наиболее часто выделяют такие виды популяций: локальные, экологические, географические. Экологическая популяция — это совокупность особей одного вида, обитающая в пределах одной экосистемы. Границы экологической популяции — границы экосистемы, определяемые границей однородной растительности, границей фитоценоза. Экологическими популяциями есть 9 популяций разных видов бычков в экосистеме Молочного лимана (популяция кругляка, популяция зеленчака, популяция песочника, популяция цуцыка, популяция ширмана, популяция марто-вика, популяция лысуна и т. д.). Четко очерченной экологической популяцией есть популяция кроликов, обитающих на огражденной территории аэропорта имени Шарля де Голля, насчитывающая почти 50 тыс. особей.

Локальная популяция - это местная популяция, совокупность особей данного вида, обитающих в экосистемах данной местности. Локальной популяцией домового воробья есть совокупность популяций воробья тех населенных пунктов, расстояние между которыми меньше 3 км.

Географическая популяция - это географическая раса, подвид, совокупность фенотипически сходных экологических популяций, занимающих территорию с географически однородными условиями. На территории от Бреста до Камчатки выявлено 29 географических популяций белки обыкновенной.

2.5. Популяционная структура вида

Как правило, каждый вид представляет собой систему более элементарных подразделений — популяций различного ранга. Так, Мамонтове дерево, распространенное в горах Сьерра-Невада, сейчас представлено 36 рощами (экологическими популяциями), несколькими местными и одной географической популяцией.

У реликтов и неореликтов популяционная структура вида, как правило, проще. Например, роща пицундской реликтовой **сосны** обнаружена только **на** полуострове Пицунда. Поэтому популяционная структура этого вида такова: одна экологическая популяция, которая одновременно есть и локальной, и географической. То же самое у пихты сицилийской, 20 деревьев которой произрастают на севере острова Сицилия. Новый вид гибридного происхождения — рябинокизильник - распространен только в среднем течении реки Алдан. Популяционная структура этого вида: один вид, один

подвид (географическая популяция, географическая раса), несколько местных и много экологических популяций.

Популяционная структура вида формируется в процессе эволюции под контролем естественного отбора.

Глава 3. Элементарный эволюционный материал и элементарные эволюционные факторы

3.1. Мутации и эволюционизм

Латинское слово "мутатио" (изменение) впервые в качестве биологического термина употребил голландский ботаник Де Фриз в 1901 году в своем труде "Мутационная теория". Согласно этой "теории" новые виды возникают внезапно, без переходов. Новые формы появляются сбоку главного ствола в результате "видообразовательных" мутаций. Мутации могут быть двоякого рода: или прогрессивные, когда речь идет о появлении новых признаков, или регрессивные, когда исчезают существующие признаки. Отбор не приводит к возникновению новых признаков, благодаря естественному отбору виды не возникают, а исчезают. Единственным источником видообразования есть мутационная изменчивость. Мутации происходят во всех возможных направлениях. Способность к мутациям наступает периодически.

Дарвину были известны многочисленные примеры изменений различных признаков, которые наследуются в последующих поколениях. Растениеводы до Дарвина называли их "спорты". Дарвин употреблял этот термин, а также такие термины, как "почечные вариации", "произвольные вариации". Гениальный натуралист, исходя из известных ему фактов, сделал вывод, "что природа условий имеет в каждом данном изменении меньшее значение, чем природа самого организма" (1949, 68).

Де Фриз называл мутациями и мутантами новые формы, возникающие внезапно. Позже этот термин стали применять только к изменению признака, передающегося по наследству В начале XX века мутации казались исследователям чем-то однородным по своей природе. Сейчас установлено, что под этим термином скрывается очень сложная смесь явлений (генные, хромосомные, геномные мутации). Большой вклад в изучение мутаций сделали:

Г. А. Надсон, Г. Меллер, Г. С. Филиппов, В. В. Сахаров, И. А. Рапопорт, М. Е. Лобашов, С. М. Гершензон.

3.2. Мутации — элементарный материал для эволюции

При генной (точечной) мутации появляется измененный ген. При хромосомной мутации изменяется генное окружение гена, а при дупликации появляется дубль существующего гена. При геномной мутации изменяется доза генов в генотипе. Мутации делают возможным изменение старого гена и появление новых генов. Вновь возникшие мутации могут затрагивать любые признаки организма и вызывать любую степень их изменения. Мутации, как правило, вредные, т. к. они нарушают существующий обмен веществ, генетический гомсостаз организма, скор-релированность развития организма, существующий признак, существующую адаптацию, существующую приспособленность организма. Но вред, причиняемый мутациями, зависит от конкретных внешних условий. Так, мутация, вызвавшая индустриальный меланизм у березовой пяденицы, полезна в загрязненных копотью лесах и вредна в светлых — незагрязненных лесах. У животных крупные мутации резко снижают жизнеспособность особи. А у растений крупные

мутации делают мутанта не только жизнеспособным, но даже превосходящим исходную форму в некоторых отношениях.

У прокариот и гаплоидных организмов эукариот мутации тут же реализуются в фенотипе. Иное дело удипло-идных эукариот. У них от мутации до изменений в фенотипе довольно длинный путь, растянутый через много поколений. Если обладатель вновь возникшей мутации не погибнет до размножения (очень многие мутации детальны) и даст размножающееся потомство, возникшая мутация будет "размножаться" при скрещивании с немутантами. Вначале мутация будет распространяться в рецессивном состоянии (многие мутации рецессивны). Когда концентрация мутантного гена станет высокой (через много поколений) в генофонде, появятся особи, имеющие му-тантный ген в гомозиготном состоянии, а значит, проявившийся внешне — фенотипически. Только теперь мутант-ный ген подвергнется "оценке" естественным отбором, который "работает" с фенотипами. Отбор и определит судьбу мутанта.

Основы современного понимания значения мутаций в эволюции заложены в 20-х годах XX столетия С. С. Четвериковым, Д. Б. С. Холдейном, Р. Фишером, С. Райтом.

3.3. Частота мутаций

Частота мутаций — это доля гамет с вновь возникшими мутациями, отнесенная к общему количеству гамет одного поколения. При бесполом размножении частота мутаций означает количество клеток или особей, имеющих вновь возникшие мутации, отнесенное к общему количеству клеток или особей одного поколения. Большой интерес вызывает частота спонтанных мутаций — частота мутаций в обычных для данного вида условиях обитания, частота мутаций без влияния мутагенов. Частота спонтанных мутаций невелика. В зависимости от исследуемого гена она колеблется от 1 : 100 000 до 1 : 1 000 000.

Например, частота спонтанных мутаций у кишечной палочки, вызывающая устойчивость к стрептомицину, 4 на 10 млн. особей. В случае отсутствия мутации по определенному гену, стрептомицин подавляет синтез белка у бактерии путем нарушения транскрипции и трансляции. Это и ведет к гибели немутантной бактерии. Белые глаза у дрозофилы вызываются мутацией, возникающей с частотой 4 мутанта на 100 тыс. У микобактерии, вызывающей туберкулез, в результате спонтанного мутагенеза возникает устойчивость к пенициллину, в среднем, в одной клетке на 10 млн. микобактерии. Пенициллин угнетает синтез му-реина, молекула которого образует каркас клеточной стенки. В присутствии пенициллина образуются клетки без клеточной стенки, и они разрушаются. Но, в среднем, одна из 10 млн. микобактерии имеет мутацию, позволяющую синтезировать муреин и в присутствии пенициллина. Мутант благодаря мутации содержит много пени-циллиназы — фермента, катализирующего отрыв воды от пенициллина. После этого кольца молекул пенициллина разрываются, и он становится безвредным. Хорея Гентинг-тона (наследственное заболевание, при котором происходит атрофия клеток коры головного мозга) вызывается мутацией, возникающей с частотой одна на млн. гамет

3.4. Мутационный процессный фактор

элементарный эволюцион- Мутационныи процесс— это постоянно идущий процесс мутирования генов, пополняющий генофонд мутациями. Вероятность того, что у данной особи в том или ином локусе возникнет новая мутация очень мала — 10^{-4}- 10^{-9}. Но так как генов в генотипе особи много, то общее количество мутировавших генов достигает 25—30 %. Мутационный процесс — это, в основном, спонтанный процесс возникновения мутаций. По своей природе мутационный процесс — статистический процесс. Это значит, что для каждого аллеля определенного гена можно указать лишь вероятность его перехода в какое-то другое состояние. Мутационный процесс — мощный фактор изменения генотипа и генофонда. Академик О. Г. Газенко приводит такой расчет.

В процессе эволюции от возникновения первой клетки до появления человека произошло 10^{18} мутаций. Столько же приблизительно секунд (10с 18 нулями) длится биологическая эволюция на Земле.

Мутационный процесс изменяет исходные признаки в различных направлениях, осуществляя дарвиновскую "неопределенную изменчивость". Ненаправленность мутационного процесса исключает его направляющее действие на эволюционный процесс. Необходимо иметь в виду, что вероятность сохранения новой мутации, по Р. Фишеру, невелика. Если мутантный аллель имеет 1 % преимущества по сравнению с немутантным, то и в этом случае вероятность его исчезновения к 31 поколению равна 93 %.

Большое влияние на мутационный процесс оказывают мутагены — факторы, которые вызывают устойчивые наследуемые изменения в молекулах ДНК, в хромосомах, в генотипе. Мутагенами могут быть физические агенты (ультрафиолетовое, рентгеновское, космическое излучение, нейтроны, протоны, гамма-частицы, альфа-частицы, бета-частицы), химические и биологические агенты. Физические мутагены — ионизирующие факторы. Они вызывают хромосомные перестройки. Чувствительность разных организмов к ионизирующему излучению различна:

для человека 700 рентген — смертельная доза, для бактерий, вирусов таковой есть доза в миллионы рентген. Частота мутаций зависит и от обычных факторов среды. Так, повышение на 10 "С температуры в местообитании вызывает 5-кратное увеличение частоты точечных мутаций.

3.5. Гибридизация как фактор эволюции

Под гибридизацией понимают ряд процессов: гибридизация при оплодотворении, при конъюгации, при копуляции.

В эволюционизме выделяют интерградацию (близкородственное скрещивание, внутривидовое скрещивание) и интрогрессию (межвидовую гибридизацию). В природе часто межвидовые скрещивания наблюдаются у растений.

Скрещиваются ивы, клевер, дубы, сосны. Спонтанные гибриды животных более редкие (кидас, тумак). Частота межвидовых гибридов у животных - 1 гибрид на тысячу особей. Особенно редки гибриды у птиц, млекопитающих, двукрылых насекомых.

Межвидовое скрещивание более широко распространено в тех группах организмов, у которых оплодотворение происходит во внешней среде (рыбы).

Ч.Дарвин подробно разбирал явление гибридизации — ей он посвятил главу № 9. Дарвин дал такое определение гибрида — "потомок, полученный при скрещивании двух видов" (1937, 730). Он пришел к следующим заключениям в отношении гибридизации: "Виды при их первом скрещивании оказываются бесплодными". "Гибриды, происшедшие через скрещивание двух различных видов, очень малочисленны" (1949, 688). Дарвин описал явление гетерозиса: "Скрещивание между различными особями одной и той же разновидности... увеличивает численность их потомков и, несомненно, делает их более крупными и сильными" (1949, 688). К. Линней первым указал на гибридизацию как на источник новых видов: "Невозможно сомневаться в том, что существуют новые виды, возникшие в результате гибридизаций" (Грант, 1984, 237). Большое значение гибридизации придавали Ж. Бюффон, П. С. Пал-лас. В качестве фактора эволюции - основного фактора — гибридизацию предложил голландский ботаник Дж. Лот-си (1867—1931). Эволюция идет путем гибридизации, — утверждал Лотси. Весь процесс эволюции Лотси сводил к комбинативной изменчивости. Видообразование заключалось в межвидовых скрещиваниях, которые ведут к новым комбинациям неизменных генов. Естественный отбор л ишьуничтожает неправильные комбинации генов. В своей гипотезе гибридогенеза Лотси абсолютизировал значение комбинативной изменчивости в процессе эволюции. Но так как значение комбинативной изменчивости оказалось значительным в процессе эволюции, гиб-эидизация была частично включена в синтетическую теорию эволюции.

3.6. Гибридные зоны

Это зоны контакта родственных видов и подвидов, в которых происходит интенсивное скрещивание. Гибридные зоны образуются обычно в тех случаях, когда фронт вторичного контакта очень широк. Большинство гибридных зон — результат послеледниковых контактов в умеренном поясе и изменения уровня моря в тропиках.

В настоящее время западный подвид снегиря обитает в Англии, Франции, на севере Испании и в Италии. Восточный снегирь занимает ареал от Прибалтики до Приморья. Во время оледенения популяции единого вида оказались разорванными и изолированными. В послеледниковое время в Центральной Европе произошел контакт популяций, которые уже выработали репродуктивную изоляцию. Но в зоне вторичного контакта возникла широкая гибридная зона, в которой образовался новый подвид (в Германии).

В гибридной зоне различных организмов скрещивание происходит с различной интенсивностью. В случае частых скрещиваний в зоне гибридизации обнаруживаются различные комбинации признаков контактирующих так-сонов.

Западный и восточный соловей — виды, которые сформировались в период оледенения. Наступление ледника оттеснило популяции предкового вида соловья в западные (Пиренеи) и восточные (Балканы) рефугии (убежища). Длительная пространственная изоляция привела к тому, что в этих изолированных группах популяций распространились генотипы, отличающиеся по некоторым экологическим и этологическим признакам во время гнездового периода. После отступления ледника

произошло расширение ареала обеих групп популяций. Ареалы восточного и западного соловьев не только состыковались, но и частично наложились. Но ни в зоне контакта, ни в зоне наложения ареалов гибриды не образовались.

3.7. Поток генов как фактор эволюции

Поток генов - это изменение частот генов в генофонде популяции под влиянием эмиграции и иммиграции. Большую роль в осуществлении потока генов играют миграции, кочевки, перелеты, перенос пыльцы и семян ветром, насекомыми. Популяция может приобрести новый аллель не в результате мутации, а в результате иммиграции - вселения j в данную популяцию из соседней носителя нового гена. В I зависимости от вида организмов в каждом поколении, по мнению Э. Майра, имеется от 30 до 50 % пришельцев. Предполагается, что иммиграция вносит в каждую локальную популяцию около 90 %, если не больше, новых генов. Именно благодаря потоку генов на обширных территориях наблюдается фенотипическая однородность особей. Значение этого процесса отметил еще Дарвин: "Скрещивание играет важную роль в природе, так как поддерживает однообразие и постоянство признаков у особей одного и того **же** нида" (1937, 159). Такого же мнения и Э. Майр.

Клоп-черепашка разлетается по направлению ветра. Клопы не обязательно возвращаются в места рождения. Дальность полета на зимовку зависит от упитанности. В результате на зимовках оказываются клопы из разных мест. Часть клопов вообще не улетает далеко, а остается зимовать в ближайших лесопосадках. Н. И. Калабухов метил сусликов. За три сезона он поймал 113 из 4849 окольцованных. Выяснилось, что на месте осталось 64 зверька, 29 удалились на расстояние до 250 м, 16 — до километра, 4 убежали от своих нор на 1—5 км. И это при радиусе индивидуальной активности 50 м. Пометили 928 домовых мышей алюминиевыми кольцами. Только 189 поймали в тех же скирдах, где произвели окольцевание. Группы крови человека системы АВО: частота гена А меняется с Востока на Запад - от низкой к высокой, частота гена В, наоборот, от высокой к низкой. Такой градиент концентраций этих генов объясняют крупными миграциями людей с азиатского Востока в Европу в период с 500 до 1500 гг. и. э. Поток генов имеет большое значение потому, что "у животных и растений скрещивание между различными разновидностями или между особями одной и той же разновидности, но различного происхождения сообщает потомству особенную силу и плодовитость" (Дарвин).

3.8. Изоляция как фактор эволюции

Изоляция — это нарушение панмиксии и потока генов. Изоляции как фактору, увеличивающему разнообразие организмов, придавали большое значение М. Вагнер, А. Гумбольдт, Ж. Бюффон, П. Л. Мопертюи, Ж. Кювье, А. Р. Уоллес, Ч. Дарвин. "Изоляция также является важным элементом в процессе изменения видов посредством естественного отбора", — писал Дарвин (1937, 160). Он определил изоляцию "как препятствие к скрещиванию". Изоляция есть прекращение потока генов (миграции и скрещивания) географическими преградами, особенностями строения, физиологии, поведения организмов. Поэтому выделяют 2 типа изоляции — географическую и

биологическую.

Географическая изоляция — это пространственная, территориальная, климатическая изоляция, возникающая вследствие прекращения миграции (потока генов) и панмиксии географическими преградами. В качестве географических преград могут выступать океанические и морские проливы, реки для сухопутных организмов и суша - для водных. Эффективность океанических и морских проливов известна давно. Так, А. Р. Уоллес обнаружил значительные отличия между островами Бали и Ломбок по биоте: пролив между ними отделяет ориентальную фауну от австралийской. Дарвин изучал результаты пространственной изоляции на Галапагосских островах. Крупные реки часто выступают в качестве географической преграды для сухопутных организмов. Так, Днепр есть граница ареалов двух видов сусликов: на правом берегу обитает крапчатый, а на левом — серый. Для донных морских организмов (бентоса) непреодолимой преградой есть большие океанические преграды и большие океанические хребты. Для абисальных животных непреодолимой преградой выступают неглубокие участки моря. Суша выступает в качестве непреодолимой преграды для рыб и водных беспозвоночных. Панамский перешеек сформировался 2-5 млн. лет назад, когда произошло сближение Северной и Южной Америк. После образования перешейка прежде единые популяции начали дивергировать, и из общей ихтиофауны сформировались атлантическая и тихоокеанская. Из исследованных 1200 видов рыб только 6 % встречаются по обе стороны перешейка, а остальные — отличаются. Водораздел Уральского хребта разграничивает ареалы тритонов: до Уральских гор встречается европейский тритон, за Уралом обитает сибирский тритон. В качестве изолирующего фактора могут выступать климатические преграды. Так, заяц-беляк имеет ареал в лесной зоне, а заяц-русак — в степной.

Биологическая изоляция — это биологические барьеры межпопуляционному скрещиванию. Известны два механизма репродуктивной изоляции: презиготические и постзиго-тические. Презиготические механизмы препятствуют скрещиванию индивидов различных популяций и тем самым исключают возможность появления гибридного потомства. В презиготической изоляции выделяют следующие формы:

а) Экологическая изоляция — изоляция вследствие экологического разобщения. Популяции живут на общей территории, но в различных местах обитания и поэтому друг с другом не встречаются. В горах обычны два вида традесканции:

один на скалистых вершинах, другой — в тенистых лесах.

б) Временная изоляция — изоляция вследствие разновременности половой активности или цветения. Максимум кладок серебристой чайки приходится на последнюю треть апреля, а у восточной клуши - не раньше середины мая.

в) Этологическая изоляция — неспаривание вследствие различий в сексуальном поведении (в ухаживании, пении, танцах, свечении, демонстрациях). Брачная окраска, поведение и сигналы самцов воспринимаются только самками того же вида. У млекопитающих важную роль играют химические сигналы.

г) Механическая изоляция — безрезультатность спари-ния вследствие разного строения половых органов.

Межвидовые спаривания у дрозофилы приводят к травмам и даже к смерти партнеров. Шалфеи различаются строением цветка и поэтому опыляются разными видами пчел.

д) Гаметическая изоляция — отсутствие таксиса между

гаметами или же гибель микрогамет в половых путях самки
или в рыльцах цветков.

Постзи готическая репродуктивная изоляция возникает вследствие:

а) нежизнеспособность гибридов: зигота развивается в
гибрид, обладающий пониженной жизнеспособностью (гибнет зародыш на разных стадиях развития, гибнет молодой организм, гибрид не достигает половой зрелости);

б) стерильность гибридов: гибриды жизнеспособны, но они не образуют полноценных гамет;

в) вырождение гибридов — разрушение гибридов: гибриды дают потомков, жизнеспособность и плодовитость
которых понижена.

У растений репродуктивная изоляция заключается н следующем: 1. Пыльца другого вида не прорастает на рыльцах цветков другого вида. 2. Пыльца прорастает, но пыльцевые трубки растут медленно. 3. Оплодотворение происходит, но зародыш гибнет на разных стадиях эмбриогенеза и жизнеспособное семя не образуется. 4. Пыльники у гибридов недоразвиты, либо они не открываются. 5. Происходит нарушение мейоза при образовании гамет.

Значение изоляции: нарушает панмиксию, усиливает в изолятах инбридинг, закрепляет генотипическую диффе-ренцировку, усиливает генотипическую дифференцировку, ведет к формированию нескольких популяций из одной исходной.

3.9. Дрейф генов как фактор эволюции

Дрейф генов — это случайное изменение генных частот в небольшой, полностью изолированной популяции вследствие гомозиготизации при инбридинге. Гомозиготизация -это перевод гетерозигот в гомозиготы при близкородствсн-
ном скрещивании. Ч. Дарвин описывает явление, которое вполне можно объяснить дрейфом генов. "Кролики, одичавшие на острове Порто-Санто, близ о. Мадейры, заслуживают более полного описания. В 1418 или 1419 г. у Гонзалеса Зарко на корабле случайно оказалась беременная крольчиха, которая родила во время путешествия. Все детеныши были выпущены на остров. Кролики уменьшились почти на три дюйма в длину и почти вдвое в весе тела. По окраске кролик с Порто-Санто значительно отличается от обыкновенного. Они необычайно дики и проворны. По своим привычкам они более ночные животные. Производят от 4 до 6 детенышей в помете. Не удалось спарить с самками других пород". Примером воздействия дрейфа генов могут быть кошки о. Вознесения. Более 100 лет назад на острове появились крысы. Они расплодились в таком количестве, что английский комендант решил избавиться от них с помощью кошек. По его просьбе привезли кошек. Но они сбежали в отдаленные уголки острова и стали уничтожать не крыс, а домашнюю птицу и диких цесарок. Другой комендант, чтобы избавиться от кошек, завез собак. Собаки не прижились — они ранили лапы об острые кромки шлака. Кошки со временем стали свирепыми и кровожадными. За столетие они отрастили себе почти собачьи клыки и стали сторожить дома островитян, ходить по пятам за хозяином и бросаться на посторонних. Изоляты людей (кастовые, религиозные или географические) также подвержены дрейфу Инки — замкнутая каста правителей в Южной Америке - имели группу крови, не встречавшуюся

ни у древних, ни у современных американцев. Гренландские норманны — прекрасно развитые люди — за 200 лет изоляции от Европы превратились в чахлых ревматиков и подагриков с искривленными позвоночниками. А женщины были неспособны рожать. Они вымерли.

3.10. Популяционные волны как фактор эволюции

Численность популяции — это общее количество особей энного вида, присутствующее на той или иной территории. Например, популяция усурийского тигра насчитывает около 300 особей, ладожской нерпы — около 10 тыс., азиатского льва — около 70 особей, зубров — около 2 тыс.

Численность популяции — важная экологическая характеристика популяции. Число особей в популяции имеет огромное эволюционное значение. Но важна не общая численность особей в популяции, а эффективная численность — репродуктивная численность — та часть популяции, которая формирует генофонд следующего поколения

(генетически эффективная величина).

Для человека эффективная численность равна 45, для домовой мыши — 10, для комара аёдес и дрозофилы — 500, для моллюска цепея неморалис — 230, для мокрицы (сухопутного рака) — 19 особей.

Колебания численности. Средняя численность большинства крупных популяций изменяется из года в год

относительно мало, потому что:

а) каждый год погибает примерно одинаковое количество особей;

б) организмы размножаются более интенсивно при

меньшей плотности популяции и менее интенсивно при

большей плотности;

в) различные факторы среды противодействуют высокому репродуктивному потенциалу популяций.

Основными причинами колебаний численности популяций есть изменение условий существования: изменение действия абиотических факторов среды, изменение межвидовых отношений (враги, паразиты), изменение количества и качества корма.

Изменение численности популяции складывается за

счет таких явлений: рождаемости, смертности, вселения

(иммиграции) и выселения (эмиграции).

Популяционные волны — это вспышки численности. периодические или непериодические значительные изменения числа особей в популяции.

С. С. Четвериков назвал популяционные волны и 1905 г. "волнами жизни". Например, у клестов максимум численности наблюдается раз в три года. Период колебаний численности у мышевидных грызунов — около 10 лет, у белок — 8-11 лет, бабочки-белянки — 10—12, североамериканского зайца-беляка и рыси на севере Канады — 9—10, саранчи — около 11 лет.

Масштабы колебаний численности у популяций разных видов обычно разные. Так,

численность майского жука на пике волны увеличивается в миллион раз, сибирского шелкопряда - в 12 млн. раз, зайцев в Канаде — в 10 раз.

Причины вспышек численности.

Флуктуации численности вызываются самыми различными причинами. И они не всегда одинаковые для разных видов. Периодические колебания численности популяций, имеющих 10-11-летний период, объясняются периодичностью активности Солнца: количество пятен на Солнце меняется с периодом в 11 лет. Как "земное эхо солнечных бурь" (А. А. Чижевский) на Земле меняется погода. В связи с этим изменяется продуктивность фитоценозов — изменяется количество корма для растительноядных животных, происходят изменения по всем цепям питания J экосистем.

Вот свидетельство очевидца. "1955 год называли на Д целине "годом отчаяния"... За все лето, начиная с мая, на ^| землю не упало и капли дождя... С утра раскаленное солнце начинало свою опустошительную работу, медленно ^к плыло в белесом, выцветшем небе, излучая нестерпимый ^^зной. И так неделя за неделей, месяц за месяцем. Мы знали, что жара и суть в этом краю никому не в диковинку, но не знали еще зловещей неумолимости стенного календаря, который раз в 10 лет преподносит особенно жесткие, губительные засухи".

Количество корма есть причина флуктуации у сибирского шелкопряда: он дает вспышку после сухого теплого лета.

Может вызвать вспышку численности и стечение многих обстоятельств. Например, у берегов Флориды наблюдаются "красные приливы". Они непериодичны и для их роявления необходимы такие события: обильные ливни, Смывающие с суши микроэлементы (железо, цинк, кобальт — их концентрация должна совпадать до десятитысячной доли процента), пониженная соленость поды, определенная температура и безветрие у берега. При таких условиях водоросли динофлагелляты начинают интенсивно делиться. Теоретически из одной одноклеточной динофлагелляты в результате 25 последовательных делений могут произойти 33 млн. особей. Вода от них становится красной. Это явление известно людям давно: "И вся вода в реке превратилась в кровь; и рыба в реке вымерла, и река вос-смердела, и Египтяне не могли пить воды из реки" (Библия, Книга Исход). Динофлагелляты выделяют в воду смертоносный яд, вызывающий паралич, а затем гибель рыбы и других обитателей моря.

Человек может своей деятельностью вызвать вспышку численности некоторых популяций. Результатом антропи-ческого воздействия есть возрастание численности сосущих насекомых (тлей, клопов и др.) после обработки полей инсектицидами, которые уничтожают их врагов.

Благодаря человеку кролики и кактус опунция в Австралии, домовые воробьи и непарный шелкопряд в Северной Америке, колорадский жук и филлоксера в Европе, канадская элодея, американская норка и ондатра в Евразии дали неимоверные вспышки численности после попадания на эти новые для них территории, где не было их врагов.

Резкие непериодические колебания численности могут возникать вследствие природных катастроф. Например, на пожарищах обычны вспышки численности иван-чая и связанного с ним сообщества насекомых. Многолетняя засуха превращает болото в луг и вызывает рост численности членов биоценоза луга.

"Волны жизни" исчезают за счет появления большого

количества хищников, паразитов, возникновения эпизоотии, изменения

абиотических условий.

Эволюционное значение популяционных волн в том,

что они: а) изменяют частоты аллелей (малочисленные на пике волны могут проявиться фенотипически, а на спаде -исчезнуть из генофонда); б) на пике волны изолированные популяции сливаются, растет миграция и панмиксия, растет гетерогенность генофонда; в) популяционные волны изменяют интенсивность природного отбора и его направление.

Глава 4. Естественный отбор

4.1. Элиминация и ее формы

Латинское слово "элиминаре" означает изгонять, устранять. Термин "элиминация", в смысле уничтожения всего неприспособленного, применял О. Контза 30 лет до появления работы Ч. Дарвина. Л. Морган предлагал заменить дарвинов "естественный отбор" выражением "естественная элиминация". В настоящее время элиминация обозначает уничтожение отдельных особей или групп особей в процессе борьбы за существование. Гибель особей может быть физической или генетической. Физическая элиминация — это гибель особей или их групп в результате воздействия экологических факторов. Генетическая элиминация — гибель особей в результате изменения генотипов, ведущих к уменьшению потомков или их жизнеспособности, к уменьшению вклада потомков в генофонд последующих поколений.

В зависимости от того, элиминируется ли отдельная особь, семейство или группа особей, популяция, различают индивидуальную и групповую элиминацию. Индивидуальная элиминация — это гибель отдельной особи в борьбе за существование. Групповая элиминация — это гибель групп особей в борьбе за существование.

Различают избирательную и неизбирательную элиминацию. Неизбирательная элиминация — это общая, катастрофическая, массовая гибель организмов во время стихийного бедствия (наводнение, засуха, пожар, сход снеговых лавин, сель), антропического воздействия. Неизбирательная элиминация может вызвать вымирание части популяции, всей популяции, многих популяций и даже всего эндемичного малочисленного вида. Китовая акула — самая крупная современная рыба, длина ее тела до 20 м. Она питается планктоном: без разбору процеживает огромные объемы воды. Планктонные рачки, находящиеся на ее пути, не имеют никаких шансов на выживание. В случае неизбирательной элиминации происходит отбор на максимальную плодовитость.

Избирательная элиминация — это мотивированная элиминация, гибель особей или части популяции, обусловленная их более низкой относительной приспособленностью. При мотивированной элиминации происходит устранение части особей из процесса формирования генофонда по определенным причинам. В качестве факторов избирательной элиминации выступают силы неживой природы, межвидовые взаимоотношения, внутривидовые конкурентные отношения. То есть, избирательная элиминация ведет к дифференциальному выживанию и размножению. Поэтому избирательная элиминация имеет ведущее значение в эволюции. Избирательная элиминация может быть физической (самоизреживание всходов одного вида растений) и генетической (уменьшение участия особи в формировании генофонда следующего поколения вследствие

уменьшения выживаемости, неуспешности размножения, уменьшения плодовитости).

4.2. Понятие об естественном отборе (ЕО)

Понятие естественного отбора относится к фундаментальным понятиям не только эволюционной теории, но и всей биологии. В современном понимании естественный отбор — это избирательное (дифференциальное) воспроизведение генотипов, или дифференциальное размножение. Дифференциальное размножение представляет собой конечный результат многочисленных процессов: дифференциального выживания гамет, дифференциального успеха в оплодотворении, дифференциальной выживаемости зигот, эмбрионов, дифференциального рождения, дифференциальной выживаемости в молодом возрасте и в период половой зрелости, дифференциального стремления к спариванию, дифференциальной успешности спаривания, дифференциальной плодовитости. Различия в этих процессах есть следствие различий в признаках и свойствах, различия в генетической программе.

Объекты отбора: отдельные особи, семьи, популяции, группы популяций, виды, сообщества, экосистемы.

Сфера действия естественного отбора: естественный отбор затрагивает все признаки особи. Отбор идет по фенотипам — результатам реализации генотипа в процессе онтогенеза в конкретных условиях среды, т. е. отбор действует лишь косвенно на генотипы.

Поле действия ЕО — популяции.

Точка приложения ЕО - признак или свойство.

ЕО имеет две стороны: дифференциальную (избирательную) выживаемость и дифференциальную смертность, т. е. ЕО имеет положительную и отрицательную стороны. Отрицательная сторона ЕО — элиминация. Положительная сторона ЕО — сохранение фенотипов наиболее соответствующих условиям экосистемы в данный момент. ЕО увеличивает частоту этих фенотипов, а значит — и частоту генов, формирующих эти фенотипы.

4.3. Механизм естественного отбора

1. Изменения генотипов в популяции многообразны, они затрагивают любые признаки и свойства организмов.

2. Среди множества изменений случайно возникают и такие, которые лучше соответствуют конкретным природным условиям в данное время.

3. Обладатели этих полезных признаков оставляют больше выживающих и размножающихся потомков по сравнению с остальными особями популяции.

4. Из поколения в поколение полезные изменения суммируются, накапливаются, комбинируются и превращаются в адаптации — приспособления.

Таким образом. ЕО имеет следующие особенности:

а) вероятностный характер: отбор — это статистический процесс, т. к. он оперирует большим числом особей в каждом из многочисленных поколений особей каждого вида;

б) накапливающий характер;

в) интегрирующий характер — интеграция мелких изменений в целостную систему в форме адаптации;

г) ЕО "знает" один критерий приспособленности организма — выживание и сохранение размножающегося потомства.

4.4. Обстоятельства, благоприятствующие отбору

1. Большое число особей, подвергающееся отбору.
2. Значительная изменчивость особей в популяции.
3. Часто меняющиеся экстремальные условия природной среды.
4. Изоляция групп особей популяции.
5. Обширность ареала вида.
6. Длительный отрезок времени (в поколениях) действия ЕО.

4.5. Интенсивность естественного отбора (давление отбора)

Дж. Б. С. Холдейн (1932) писал: "Если Дарвин мыслил словами, то его сегодняшние последователи должны мыслить числами". Установлено, что действие отбора зависит от коэффициента отбора — интенсивности элиминации. Коэффициент отбора обозначают символом "S". Значение коэффициента ЕО варьирует от 0 до 1. При S = 0 отбор не происходит, при S = 1 элиминируются все особи популяции, при S =0,1 элиминируется 10%, при S = 0,5 - 50 %. Например, если из 100 родившихся особей с определенным признаком выжили и размножались все, отбор равен 1. В природе таких ситуаций не бывает. А если сохранятся и размножатся 99, коэффициент ЕО будет равен 0,01. В природных популяциях коэффициент отбора не превышаете 0,1—0,2.

4.6. Эффективность естественного отбора

Это изменение частот генов за определенное время. Эффективность ЕО особенно очевидна при действии его против доминантного гена. При S = 1 популяция за одно поколение может избавиться от доминантного генотипа. Эффективность отбора против рецессивных генов длительна. Это связано с тем, что рецессивные аллели долгое время сохраняются гетерозиготами. Эффективность отбора в значительной степени зависит от исходной концентрации гена в популяции. При очень низких и очень высоких концентрациях отбираемого признака (гена) отбор действует слишком медленно. При средних же концентрациях эффективность отбора велика, даже при низких величинах коэффициента отбора.

Дж. Б. С. Холдейн выдвинул концепцию "платы за отбор", согласно которой процесс полного замещения одного гена другим представляет собой дорогостоящую и длительную процедуру "Оплачивается" отбор гибелью членов популяции. Замещение старого гена новым, превосходящим его аллелем, влечет генетическую гибель носителей старого аллеля (они вносят в каждом поколении все меньший и меньший вклад в генофонд). Суммарное число особей, гибнущих в процессе полного замещения одного гена другим в 10—20—100 раз и более превышает число взрослых размножающихся особей в одном поколении. Популяция может оказаться "платежеспособной", так как "оплата" не одновременная, а растянута на много поколений. Но если популяция не в состоянии "уплатить" такую цену, выдержать этот "налог смерти" за эволюционное новшество, она вымирает. По этой причине произошли бесчисленные вымирания в

течение истории биосферы.

4.7. Направление естественного отбора

Естественный отбор представляет собой вектор, который характеризуется точкой приложения, определенной величиной и определенным направлением. Точка приложения - признак, по которому идет отбор в данной популяции, отбороценный признак. Направление отбора — это отбор фенотипов, соответствующих данной среде в определенный момент. Это требование природными условиями соответствующего фенотипа. Смена направления отбора обусловлена изменением внешней среды. На Украине широко распространена ящерица прыткая. Она обычно имеет окраску спины под цвет почвы. В одних районах, в зависимости от цвета почвы, ящерицы светло-коричневые, в других — темно-коричневые. А на черноземах отмечены иссиня-черные. В данном случае, ЕО в разных районах имеет разное направление.

Божья коровка имеет 8 разных типов окраски. Для трех морф характерны черные пятна на красном фоне ("красная форма"), для 5 — красные пятна на черном фоне. Н. В. Тимофеев-Ресовский 8 лет изучал соотношение красных и черных форм и установил, что осенью в популяции преобладает красная форма. Она лучше размножается. А весной из зимовки выходят в большем количестве черные: они лучше перезимовывают. Оказалось, что окраска скоррелирована с обменом веществ. Черные божьи коровки более холодостойки, а красные — более плодовиты. В данном случае направление отбора меняется сезон но — 2 раза в год: летом ЕО благоприятствует красным, а зимой — черным.

4.8. Эволюционная роль естественного отбора

1. ЕО определяет становление адаптации.
2. ЕО контролирует соответствие строения и функции организма среде.
3. ЕО снижает концентрацию вредных мутаций в генофонде популяции.
4. ЕО увеличивает концентрацию мутаций, имеющих существенное приспособительное значение.
5. ЕО способствует формированию полиморфизма популяции.
6. ЕО способствует формированию политипизма популяции.
7. ЕО ведет к дивергенции — увеличению разнообразия организмов.
8. ЕО ведет к биологическому прогрессу.

4.9. Примеры естественного отбора

Один **из** сыновей Ч. Дарвина — майор Леонард Дарвин (1850-1943) — задал отцу в конце его жизни вопрос: можно ли и когда ученые смогут наблюдать процесс естественного отбора в природе. Дарвин ответил: "Если материал собирать правильно, то можно убедиться в существовании эволюционных явлений, вероятно, в течение каких-нибудь 50 лет".

Е. Б. Паультон (Паултон) в 1898 г. сообщил о первых ; опытах моделирования естественного отбора на бабочке • крапивнице. 600 куколок крапивницы разместили на коре деревьев, на изгороди, стенах построек, желтых листьях крапивы. Если окраска куколки соответствовала цвету фо-. на, птицы уничтожали не более 57 % куколок. В случае ^контрастности окраски куколок и фона уничтожалось бо-глее 90 % куколок. Так экспериментально была подтверждена возможность селекционного происхождения покровительственной окраски.

В. Ф. Р. Уэлдон в 1898 г. опубликовал результаты многолетнего исследования популяции крабов в бухте Плимута. После постройки нового большого мола в Плимутской бухте, загородившего узкий вход в бухту, было замечено, что ширина головогруди у крабов достоверно уменьшилась. Биометрические измерения показали, что средняя ширина головогруди краба из года в год убывает. Уэлдон выяснил, что избирательная гибель крабов происходит из-за загрязнения жаберной полости илом, поднимаемым со дна винтами пароходов. В специальном аквариуме Уэлдон поставил опыт, в котором 248 отловленных крабов жили в условиях постоянного взмучивания ила. Оказалось, что у 154 погибших крабов жаберные полости были забиты илом. Биометрические исследования показали, что у выживших крабов относительная ширина головогруди была меньше, чем у погибших.

А. Р. Чеснола в 1904 году провел эксперимент по проверке адаптивного значения покровительственной окраски у богомолов. **Он** привязывал ниткой к зеленой траве насекомых разной окраски. Через три недели из 45 коричневых осталось 10, а из 20 зеленых — 20 уцелели. Затем к коричневой траве было привязано 20 коричневых и 25 зеленых богомолов. На 12-й день оказалось, что все зеленые богомолы были истреблены, а коричневые — живы. В "Происхождении видов" Дарвин писал: "Бескрылое состояние столь многочисленных мадерских жуков (200 видов из 550) зависит главным образом от действия естественного отбора". В качестве фактора ЕО выступает ветер. "Относительная численность бескрылых жуков на сильно обдуваемых ветрами островах Дезерта еще значительнее". Ж. Тесье поставил опыт по проверке гипотезы Дарвина о роли ветра в качестве фактора естественного отбора, обусловливающего возникновение на океанических островах бескрылых насекомых. Смешанную популяцию плодовой мушки, состоящую из бескрылых особей (гомозиготы по рецессивному гену) и крылатых особей, поместили на террасе биостанции в Роскоффе, расположенной на берегу Атлантического океана. Пищи было в избытке. Бескрылых вначале было 12,5 %. Через 2 месяца под действием ветра изменился фенотипичсский состав популяции — бескрылые дрозофилы составляли уже 67 %. Затем был поставлен обратный эксперимент. Эту же популяцию перенесли в помещение. Через несколько поколений большинство популяции составляли крылатые особи. Это было связано с тем, что они были более плодовиты и имели большую продолжительность жизни, чем бескрылые. Этот эксперимент полностью подтвердил гипотезу Ч. Дарвина. Работа Тесье была опубликована в 1933

году - через 51 год после смерти Ч. Дарвина.

Дж. Гаррисон в 1920 г. опубликовал работу по направлению ЕО на примере бабочки пяденицы. Йоркширский лес до 1800 г. был смешанным. Позже лес разделился на 2 части полосой вересковой заросли. Буря 1885 г. привела к выпадению в южной части леса сосны. Доминирующим деревом здесь стала береза. В северном участке леса в процессе естественной сукцессии березу вытеснили хвойные деревья. В 1907 г. при обследовании соснового леса Гаррисон обнаружил, что среди бабочек только 4 % были светлыми, а остальные 96 % бабочек пяденицы были темные. В t березовом же лесу светлые бабочки составляли 85 %, а темные — 15 %. По остаткам крыльев Гаррисон установил, что в сосновом лесу светлые формы поедаются примерно в 30 раз чаще, чем темные. Изменение состава деревьев в се-; верном и южном участках леса изменило направление ЕО. 1 Под действием ЕО изменился генофонд дочерних популяций, изменился фенотипический состав популяций.

4.10. Формы естественного отбора

В настоящее время выделено около двух десятков "типов", или "форм", отбора. Вот некоторые из них: индивидуальный, групповой, направленный, стабилизирующий, дизруптивный, внутрипопуляционный, межвидовой, про-;. грессивный, уравновешивающий, катастрофический, дестабилизирующий. Н. В. Тимофеев-Ресовский, П. Н. Воронцов, А. В. Яблоков считают, что все классификации так называемых "форм" отбора условны; природа же действия отбора едина (1977, 22). И. И, Шмальгаузен, много сделавший для разработки стабилизирующего отбора, писал: "Обе формы едины в своем проявлении, и, быть может, лучше говорить о разных выражениях естественного отбора. Однако то же самое можно сказать и относительно всех других форм естественного отбора" (1947, 253). С. С. Шварц:

"Все выделенные до настоящего времени формы отбора отличаются друг от друга "по результатам", а не по характеру действия "(1980,216).

4.11. Адаптация и целесообразность

Термин "адаптация" имеет три важных смысла: приспо-•еобление, процесс приспособления, приспособленность.

1. Адаптация — приспособление. Это любая структура, любой признак, возникший в процессе эволюции, обеспечивающий успешное выживание и размножение.

Выделяют такие виды адаптации:

а) морфологические — особенности габитуса, внешнего

строения.

Крючочки на плодах лопуха — приспособление для распространения животными, покрытыми шерстью. Длинный мех — адаптация к холоду. Корни верблюжьей колючки уходят на глубину до 30 м — приспособление к жизни в пустыне. Ботрии и ботридии цестод — приспособление для прикрепления паразита к стенке кишечника хозяина. Аскарида имеет многослойную и сложную кутикулу Это приспособление к обитанию в среде, богатой ферментами. Приспособительная окраска — покровительственная,

предостерегающая, мимикрия. Покровительственная окраска — это окраска, делающая организмы менее заметными в местах их обитания. Покровительственная окраска — это криптическая окраска, маскировка животных: обитатели пустыни имеют желто-бурую окраску тела; яйца птиц, гнездящихся в траве, имеют цвет, соответствующий фону;

сезонная окраска зайца-беляка, песца, горностая, белой куропатки; серое оперение перепела; темная окраска верха и светлая окраска низа у рыб; расчленяющая окраска тигра и зебры. Предостерегающая окраска - яркая, контрастная (красная с черным, черная с желтым) окраска у животных, имеющих ядовитые или пахучие железы. Предупреждающая окраска — это сигнал опасности для хищников о несъедобности данных организмов (осы, пчелы). Мимикрия (греч. мимикос — уподобление, подражание) — подражательное сходство незащищенного организма с защищенным или несъедобным. Мимикрия бейтсовская — это сходство беззащитного съедобного с несъедобным ярко окрашенным. Мюллеровская мимикрия — сходство между двумя (и более) несъедобными видами (многие виды ос сходны по окраске и форме тела). Миметизм - внешнее сходство незащищенных животных с растениями и предметами неживой природы (морской конек похож на водоросль, яйца кулика-сороки - на гальку);

б) биохимические адаптации.

Загар — адаптация к увеличению инсоляции. У дрожжей дупликация гена, контролирующего синтез фосфатазы, позволяет им жить в среде с более низкими концентрациями нужного субстрата. Богатые кремнием оболочки растений предохраняют их от поедания;

в) физиологические адаптации — это функциональные адаптации (поддержание постоянной температуры, постоянства сахара в крови, выработка устойчивости к колебаниям солености, влажности).

Скорость кровогока у эскимосов при охлаждении, в среднем, вдвое больше, чем у европейцев. Это приспособление позволяет эскимосам значительно легче, чем европейцам, сохранять тепловой баланс при охлаждении. Собака в покое в жаркую погоду увеличивает число дыхательных актов с 20 до 30 в минуту: частое дыхание - адаптация против жары. У кедрового стланника ветви с наступлением морозов полегают — это адаптация против сильных ветров и морозов;

г) этологические адаптации — изменение поведения, направленное на выживание отдельных организмов.

Применение инсектицидов для опрыскивания стен в ;Африке привело к появлению комаров, которые не садились на стены, а только на жертвы. Чайки удаляют скорлупу из гнезда сразу же после вылупления птенцов. Эту процедуру выполняет большинство впервые размножающихся озерных чаек. Те родители, которые не "любят чистоты", часто не оставляют потомства, т. к. яичная скорлупа : очень заметна из-за белизны внутренней поверхности, : пахнет и привлекает ворон, лис, горностаев, которые и уничтожают птенцов. Помимо врожденных этологических адаптации (сосание груди, брачный ритуал, спаривание), имеются приобретенные — условнорефлекторные адаптации (стратегия охоты).

2. Адаптация — процесс приспособления, процесс возникновения признака, соответствующего условиям среды. Процесс возникновения приспособлений И. И. Шмальгау-зен назвал адаптациогенезом, а процесс приспособительно-го преобразования организмов — адаптациоморфозом. Георгиевский пришел к заключению, что "по своему содержанию ЕО и адаптациогенез — понятия тождественные". Знак равенства ставил

между ними и Ч. Дарвин, характеризуя отбор как "выживание наиболее приспособленных" (1984). Например, возникновение устойчивости к пенициллину. Некоторые бактерии "выработали стойкость" к пенициллину. Эта фраза отражает ламарковское понимание возникновения адаптации. На самом деле механизм "выработки" стойкости сложный и длительный, это не привыкание. Постоянно происходит мутирование генов у всех организмов. Ген, контролирующий синтез фермента пеницилли-назы, расщепляющего пенициллин, мутирует с частотой 4x10"^{7}. Эти мутации были и до пенициллиновой эпохи. Применение малых доз антибиотика вначале пятидесятых годов XX столетия не вызывало 100-процентную гибель бактерий. Выжившие мутанты продолжали жить и размножаться. Увеличение дозы препарата при лечении тоже не привело к полной гибели возбудителей. Несколько выживших возбудителей оказались способными размножаться и в этих условиях. Нынешние, устойчивые к пенициллину бактерии - это потомки пенициллиноустойчивых мутантов. Заражение, для ликвидации которого в 1948 г. требовалось 100 тысяч единиц пенициллина, через 30 лет требовало удесятеренной дозы. Возникновение устойчивости мух кДДТ. В качестве инсектицида в борьбе с домовой мухой применяли ДДТ. Яд не отравляет муху, он действует на ацетил-холинэстеразу — фермент, участвующий в передаче нервных импульсов в синапсах. ДДТ инактивирует фермент, и он перестает расщеплять ацетилхолин нахолин и уксусную кислоту. В результате инактивации фермента импульсы, идущие по двигательным нервам, вызывают множественное мышечное сокращение. Это приводит к "сжиганию" всех резервных веществ. И муха гибнет. Время от времени у домовой мухи в результате спонтанного мутагенеза возникает мутация в генах, контролирующих образование ацетилхолинэстеразы. Такие мутанты имеют сниженную скорость ингибирования фермента ядом. Эта особенность, а также мутации в 6 аллелях других локусов обеспечивают дезинтоксикацию инсектицида. Домовая муха стала устойчивой к ДДТ через 3 года.

2. Адаптация — приспособленность, наследуемое соответствие строения, физиологии и поведения конкретным условиям жизни организма, обеспечивающее его выживание и размножение (целесообразность). Адаптация в этом смысле означает соответствие организации и функционирования организма внешней среде, гармонию организма со средой обитания. Приспособленность, как свойство целостного организма (генотипа), слагается из различных компонентов — адаптации, возникших в результате воздействия естественного отбора на генофонд популяции в течение бесчисленных поколений. Организм адаптируется не вообще, а по отношению к данному комплексу факторов экосистемы. В связи с этим очевидно, что приспособленность не есть какое-то внутреннее или постоянное свойство организма. Приспособленность — временное явление, это явление относительного соответствия организации организма конкретным условиям среды. Любая приспособленность, как бы ни была она совершенна, оказывается удовлетворительной только в определенных условиях — в условиях, при которых эта приспособленность появилась. Например, с наступлением зимы заяц-беляк белеет. Но задержка выпадения снега делает зайца уязвимым. На юге, в степи, травы летом выгорают - становятся желтыми. При этом многие насекомые, окрашенные в зеленый цвет (покровительственная окраска тела под цвет зеленой травы), становятся незащищенными. Верблюды адаптированы к сухому пустынному климату. Поданным Н. М. Пржевальского, даже кратковременное пребывание вьючных верблюдов во влажных долинах ведет их к гибели.

Глава 5. Микроэволюция

5.1. Генетические характеристики популяции

Генетически популяции характеризуются:

1. Генофондом — совокупностью всех генов всех членов популяции

2. Генетическим единством, обусловленным панмиксией.

3. Наследственным разнообразием генофонда— генетической гетерогенностью генофонда, обусловленной мутационным процессом, потоком генов (миграцией), рекомбинацией. Вначале генетики предполагали, что особи в популяции имеют гены в основном в гомозиготном состоянии. Позже, после широкого применения в исследованиях гель-электрофореза (метода, выявляющего отличия белков и ферментов по различию в подвижности в электрическом поле), было обнаружено, что гетерозиготность особей популяции — это обычное состояние генофонда у организмов с перекрестным оплодотворением. Генетическая изменчивость природных популяций, судя поданным, полученным с помощью электрофореза в геле, удивительно велика. Так, беспозвоночные более изменчивы, чем позвоночные (13,4 % и 6,6 %), а растения изменчивы еще более (17 %). Степень гетерозиготности человека 6,7 %. Что это значит? Если допустить, что у человека в генотипе имеется 100 тыс. генных локусов, то каждый индивидуум будет гете-розиготен по 6700 локусам. Такой индивид может продуцировать 2^{67}""" различных гамет. Вот почему человеку свойственен высокий уровень наследственного разнообразия. Это проявляется в многообразии фенотипов: люди отличаются друг от друга цветом кожи, глаз, волос, формой губ, носа, ушной раковины, рисунком эпидермальных гребней на подушечках пальцев, голосом, отпечатком губ, запахом, группой крови и многими другими признаками.

Установлено, что чем шире диапазон генетической изменчивости популяции, тем быстрее она эволюирует.

4. Резервом наследственной изменчивости. Это "мобилизационный" резерв рецессивных мутаций, который формируется многими поколениями. С. С. Четвериков с сотрудниками в 1926 г. начал исследовать природные популяции дрозофилы. Инбридировалось потомство диких самок, пойманных в разных частях СССР. Обнаружилось, что многие гетерозиготные особи, будучи фенотипически нормальными, несли в скрытом виде рецессивные мутации.

Эти мутации оказались вне воздействия естественного отбора: они сохранялись и накапливались в гетерозиготах под покровом доминантных аллелей. Этот резерв, благодаря комбинативной изменчивости, используется для создания в каждом поколении новых комбинаций аллелей, а значит и новых вариантов признаков и фенотипов. В популяции имеются большие запасы таких аллелей, которые не обладают максимальной приспособленностью в данном месте и в данное время. Они сохраняются в генофонде, встречаясь с низкой частотой в гетерозиготном состоянии до тех пор, пока вследствие изменения условий в экосистеме аллели не окажутся способствующими большей выживаемости и размножаемости тем особям, у которых эти аллели имеются. Отбор после этого быстро увеличивает их частоту. Селективная ценность аллеля — непостоянная величина, независимо от того, какой признак он контролирует. Среда изменяется во времени и в пространстве. Из-за этого одни условия в одном местообитании будут благоприятны для особей с данным вариантом гена, а другие — в

другом местообитании —для другого варианта гена. Большая популяция имеет больший генофонд и больший резерв наследственной изменчивости, поэтому она более защищена от изменений среды: при резком изменении среды большая популяция мобилизует генетические резервы и может пережить стрессовый период, а малая популяция имеет малый мобилизационный резерв и поэтому не сможет "дать ответ" экстремальным условиям в форме выживших и размножающихся особей. Один из механизмов сохранения гете-розигот— их превосходство (сверхдоминирование).

5. Генетическим грузом. В генофонде популяции имеются вредные мутации, которые при переходе в гомози-готное состояние снижают жизнеспособность особей или вызывают их гибель. Генетический груз — это совокупность летальных и полулетальных мутаций, мутаций стерильности и мутаций, понижающих жизнеспособность особей. Также и аллели, входящие в генетический груз, могут иметь селективную ценность. Так, рецессивный аллель, вызывающий в гомозиготном состоянии серповидную форму эритроцитов и гибель людей, в популяциях, страдающих от малярии, имеет частоту 30 %. Это связано с тем, **что** гетерози-готы лучше выживают в малярийных районах, **чем** гомози-готы по доминантному аллелю этого гена.

6. Биохимическим полиморфизмом. Слово "полиморфизм" образовано от греческих слов поли — много и морфе — форма. Этот термин вначале применялся в основном по отношению к морфологическим признакам. Биохимический полиморфизм - это белковый полиморфизм, результат множественного аллелизма: наличие в генофонде популяции нескольких вариантов генов ведет к полиморфизму одного и того же вещества. Гистонесовместимость вызывается именно полиморфизмом белков — у каждого человека свои варианты белков. Антитела также формируются определенными аллелями гена, и они у каждого человека "свои". Группа крови системы АВО — тоже пример полиморфизма белков. У человека обнаружено 14 различных систем групп крови, АВО — одна из них. У людей известно 130 структурных вариантов гемоглобина, 70 вариантов глюкозо-6-фос-фатдегидрогеназы, осуществляющей анаэробное расщепление глюкозы до лактата в эритроцитах, 20 вариантов трансферина — бетаглобулина, переносящего железо из кишечника в костный мозг, более десятка вариантов сывороточного альбумина, 5 разных изоферментов лактатдегид-рогеназы. У крупного рогатого скота обнаружено 4 типа гемоглобина, 10 видов трансферинов, несколько типов казеина, несколько типов белков молока.

5.2. Внутрипопуляционный полиморфизм

При внутрипопуляционном полиморфизме внутри единой популяции существуют резко различные, наследственно обусловленные фенотипы (морфы). Различают диморфизм (половой и сезонный), возрастной полиморфизм, фа-

зовость, полиморфизм колоний.

Половой диморфизм — это различие полов по внешним признакам, обусловленное генетическими факторами. Например, самец бабочки крушинницы (лимонницы) имеет лимонно-желтую окраску, а самка — белую. У самцов бабочки голубянки цвет крыльев голубой, а у самок — темно-бурый.

Сезонный диморфизм — различие во внешнем виде организмов одного вида в различные сезоны. Коловратки и дафнии летом и осенью имеют разную форму тела. У

бабочки аэшны особи, развивающиеся в разные сезоны, имеют различия в окраске и рисунке крыла.

У общественных насекомых имеется социальный полиморфизм — наличие в семье фенотипически разных групп |?. особей: половых, рабочих, солдат.

При возрастном полиморфизме наблюдаются значительные отличия между личинками и взрослыми. Например, у клешей, насекомых, ракообразных.

Фазовость — фазовая изменчивость, изменение фенотипа особей, определяемая плотностью популяции. Например, у саранчи особи стадной фазы и одиночной фазы отличаются внешне, физиологией и поведением.

Сопряженный полиморфизм — одновременное сохранение нескольких морф в популяции, имеющих преимущество в разных условиях среды. Так, двуточечная божья коровка имеет 2 морфы: красную — хорошо размножающуюся, и черную — хорошо переносящую зимние условия.

Полиморфизм имеет большое биологическое значение, так как он обеспечивает существование вида в разнообразных условиях, дает материал дивергенции — расхождения признаков и групп особей, позволяет популяции лучше использовать многообразные условия среды.

5.3. Изменчивость популяций

Политипизм популяции — изменчивость популяции одного вида. Не существует двух местообитаний, которые были бы идентичны на протяжении сколько-нибудь длительного времени. Из-за неоднородности экологических условий у организмов, обитающих на разных участках ареала, возникают генетические и фенотипические изменения.

Популяции одного вида, существующие в разных биотопах одной местности, подвергаются действию естественного отбора, имеющего разные направления. В результате действия дивертифицирующего отбора в гетерогенных генофондах формируются биотипы и экотипы.

Биотип (греч. биос — жизнь и типос — образец) — совокупность особей одного вида, которые имеют сходные генотипы. Сходство генотипов — следствие инбридинга. Обычно биотипы входят в состав экотипов. Экотип (греч. оикос - жилище) — группа биотипов, которые имеют сходные адаптивные признаки к определенному местонахождению, это биотипы данной стации. Например, в Южной Швеции выявлены три экотипа ястребинки. На песчаных морских берегах — это стелющееся растение с длинными побегами и с узкими, покрытыми волосками листьями. Тут же, на скалах, обитает низкорослая, с широкими блестящими листьями и короткими побегами ястребинка. На лугах она имеет высокий прямой стебель ел истья ми особой формы и поздно цветет.

5.4. Географическая изменчивость популяций

Это фенотипическая и генотипическая непохожесть пространственно разобщенных популяций одного вида. Географическая изменчивость — неизбежное следствие географической изменчивости среды. Признаки и фенотипы изменяются в

разных частях ареала вследствие смены условий обитания — из-за изменения направлений естественного отбора. Популяции из поколения в поколение подвергаются непрерывному отбору условиями обитания на максимальную приспособленность к условиям того участка ареала, той экосистемы, в которой популяция существует. Чем больше пространственное разобщение между сравниваемыми популяциями, тем больше они различаются частотой признаков, тем значительнее различаются популяции фенообликом. Например, у березы пушистой в Предуралье в популяциях, расположенных в различных природных зонах, меняется частота особей с определенной формой листа. Особей с ромбовидными листьями в тундре — 4 %, в : средней тайге — 8 %, в южной тайге — 28 %, в широколиственных лесах — 21 %, в лесостепи — 20 %, в степи — 16 %.

; Географически удаленные или изолированные популяции (или группы популяций) имеют настолько изменившуюся частоту встречаемости признаков и настолько ; специфический набор их, что они определяются как гео-з графические популяции, или подвиды. Особенно это ха-; рактерно для видов, имеющих обширный ареал. В таком случае вид состоит из системы отдельных викарирующих (лат. викариус — замещающий), замещающих географических популяций. Так, в ареале шмеля полевого, обитающего в Европе, выделено 25 географических популяций.

5.5. Клины

Клиналъная изменчивость — непрерывное, постепенное изменение признака в соответствии с градиентом природ-: ных условий. При обширном ареале высокий географический градиент давления отбора может привести к возникновению клины (греч. клино — наклоняю) — широтного или долготного количественного градиента какого-либо признака внутри вида. Это непрерывная географическая изменчивость, характерная для видов с непрерывной популя-ционной системой. При этом признак постепенно увеличивается или уменьшается, или изменяется частота встречаемости какого-то признака. Клина затрагивает количественные и качественные признаки. Например, у брюквен-ницы по направлению к восточной границе ареала процент особей с белыми крыльями увеличивается, а с желтыми — уменьшается. У пчелы медоносной длина хоботка уменьшается по направлению к северу. Клина есть результат адаптации популяций к градациям абиотических или биотических факторов среды. Клины развиваются под влиянием естественного отбора. У разных видов выявлена параллельная географическая изменчивость. Она отражена в форме правил Бергмана, Аллена, Глогера. Например, экологическое правило Бергмана отмечает, что у особей теплокровных позвоночных одного вида тело увеличивается к высоким широтам. Длина черепа зайца-русака на черноморском побережье равна, в среднем, 8 см, а на севере — 10 см. Длина черепа диких кабанов в Южной Испании, в среднем, равна 32 см, в Польше — 41 см, в Белоруссии - 46, в Сибири -около 56 см. Рогатый жаворонок на острове Санта-Барбара у берегов Калифорнии имеет длину крыла 97 см, в штате Невада - 102 см, у берегов Гудзона - 111 см.

Зоогеографическое правило Глогера констатирует, что количество черных пигментов (эумеланинов) увеличивается в теплых и влажных частях ареала, а в засушливых и холодных преобладают феомеланины (красно-коричнево-желтые пигменты). Такая ситуация наблюдается у рас человека. У буроголовой гаички на

Кольском полуострове феомеланинов нет совсем, в средней полосе они имеются в среднем количестве, на Балканах - птички пигментированы полностью феомеланинами. Этому правилу подчиняется окраска божьих коровок, бабочек.

Правило Аллена отмечает уменьшение выступающих частей тела у теплокровных животных по направлению к северу. У зайца-беляка на севере уши короче, чем у южных форм. В отношении хвоста у изученных форм только у 14 % отмечено несоответствие этому правилу, в отношении ушей — 16 %. В отношении клюва у птиц обнаружено 20 % исключений из правила. У мышей, содержащихся в условиях холода, уши и ступни короче, а у выращенных при повышенной температуре — длиннее нормальных. Длина ног у цыплят, живущих в холоде, короче, чем у тех, которые росли в тепле.

Клина развивается в результате взаимодействия естественного отбора, приспосабливающего каждую популяцию к местной среде, с одной стороны, и потока генов, ведущего к унификации всех популяций, с другой стороны.

5.6. Генетика популяций (закон Харди-Вайнберга)

В 1908г. независимо друг от друга английский математик Дж. Харди и немецкий врач В. Вайнберг обнаружили, что в большой панмиктической популяции без внешнего давления частоты генов стабилизируются уже после одной смены поколений. В дальнейшем была сформулирована закономерность: при отсутствии факторов, нарушающих равновесие генофонда, частоты генов и контролируемых ими признаков в популяции остаются неизменными из поколения в поколение. Теперь эта закономерность носит название закона Харди-Вайнберга: при отсутствии воздействия внешних факторов (элементарных факторов эволюции) частоты генов в популяции будут постоянны из поколения в поколение.

В законе Харди-Вайнберга отражена связь частот генов с частотами генотипов в идеальной популяции.

Математическое выражение закона — это ни что иное, как бином Ньютона — развернутая запись квадрата суммы двух чисел:

$p^2AA + 2pqAa + q^2aa = (pA + qa)^2$.

По формуле Харди-Вайнберга можно рассчитать относительную частоту генотипов (гомозигот по доминантному аллелю, гомозигот по рецессивному аллелю, гетерозитот), частоту аллелей, частоту фенотипов. Частоты выражаются в долях единицы.

В законе Харди-Вайнберга отражена связь частот генов с частотой генотипа в идеальной популяции — не существующей в природе, имеющей бесконечно большой, постоянно сохраняющийся объем, панмиксию, свободную от мутаций, отбора и других факторов эволюции. В такой популяции эволюция невозможна. Идеальная популяция используется в математических расчетах популяционной генетики.

Обозначим число гомозигот до доминантному аллелю (АА) символом Д, число гетерозигот (Аа) — символом Н, число гомозигот по рецессивному аллелю (аа) символом **Р,** общее число диплоидных особей в популяции — N, тогда N = Д + Н + Р. Суммарное количество аллелей А равно 2Д + Н, откуда частота доминантного аллеля (р) равна

$$p = \frac{2Д+Н}{2N} = \frac{Д+0,5Н}{N}$$

Зная частоту одного из аллелей, можно определить частоту другого аллеля. Так как pA + qa = 1, то pA = 1 — qa и qa = 1 — pA. Например, в стаде красношерстного крупного рогатого скота из 100 животных 4 — альбиносы. Это значит, что частота генотипа гомози готного по рецессивному алле-лю q^a = 4 % или 0,04. Тогда qa = V0,04 = 0,2. Частота доминантного аллеля будет равна pA = 1 — 0,2 = 0,8. Частота генотипа, гомозиготного по доминантному аллелю, будет равна p^2AA = $0,8^2$ = 0,64. Частота гетерозигот (2pqAa) будет равна 2х0,8х0,2 =0,32.

Закон Харди-Вайнберга имеет большое значение, т. к. он позволяет определять тип наследования того или иного признака без проведения экспериментальных скрещиваний, определять частоты генотипов, определять частоты фенотипов, определять частоты аллелей. Закон Харди-Вайнберга составляет фундамент современных представлений о процессе эволюции и о действии факторов эволюции.

5.7. Факторы, нарушающие равновесное состояние генов в генофонде популяции

Согласно закона Харди-Вайнберга, относительные частоты аллелей в генофонде популяции остаются постоянными из поколения в поколение, если:

1) популяция достаточно многочисленная;
2) не возникают мутации;
3) не происходит миграция;
4) отсутствует отбор, благоприятствующий определенным аллелям;
5) происходит панмиксия;
6) не действуют другие элементарные факторы эволюции.

На генофонд популяции могут действовать такие элементарные факторы: мутационный процесс, поток генов, дрейф генов, гибридизация, популяционные волны, изоляция, естественный отбор. Эволюционный процесс потому и происходит, что эти факторы меняют частоту аллелей, нарушают равновесие Харди-Вайнберга.

Мутационный процесс. Воздействие мутационного процесса на генофонд можно рассчитать по формуле: Рн = == Р*i* $(1 — М)^Н$, где Р — частота аллеля, и — номер поколения, / - частота в исходном поколении, М — скорость мутирования. Пусть частота аллеля в исходном состоянии равна **Pi** = 0, 3, М = 10^{-4} тогда P_1 = 0,299. Расчет показывает, что даже при высокой частоте мутирования частота мутантного гена меняется медленно. Для того, чтобы половина аллеля заменилась мутантным аллелем, при скорости мутирования 10^{-4}, потребуется около 5 тыс. поколений.

Поток генов. Воздействие потока генов можно рассчитать по формуле:

$$Pa + i = \frac{PaЧa + PiЧi}{N}$$

где а — аборигены, Р — частота аллеля, **Ч — число** особей, N - общее число аборигенов и иммигрантов, *i* — иммигранты. .Пусть популяция насчитывает 1000 особей (Ча), частота [какого-то аллеля Ра = 0,2. Если в эту популяцию за сезон

•вселилось 100 (Ч,) особей, у которых частота аллеля равна 0,5 (Pi), то частота этого аллеля станет равной 0,23, то есть частота исследуемого аллеля за сезон возрастет на 3 %.

Дрейф генов. Расчет воздействия дрейфа генов можно произвести по формуле:

$$K + \frac{1}{2Ne}$$

где К — доля, на какую уменьшится частота гетерозитот, Ne - эффективная численность популяции. Пусть популяция насчитывает 10 размножающихся особей, тогда К = 1/20. При численности размножающихся особей в популяции, равной 50, частота гетерозитот уменьшится за поколение на 1/100, при Ne = 500 частота гетерозитот уменьшится на 1/1000. При численности популяции более 500 особей дрейф генов особого значения не имеет.

Естественный отбор. Он по-разному действует на доми-нантный и рецессивный признаки. Расчет воздействия **ЕО** на частоту рецессивного аллеля в генофонде можно произвести **по** формуле:

$$q1 = \frac{q - q2S}{1 - q2S}$$

где q — частота аллеля в исходном поколении, q_1 — частота аллеля в следующем поколении, S - коэффициент отбора. Пусть частота рецессивного аллеля в исходном состоянии равна 0,5, а коэффициент естественного отбора равен 0,53, тогда частота аллеля а в следующем поколении будет равна 0,424. Если же коэффициент отбора равен 0,1, то в следующем поколении частота аллеля а будет равна 0,5. Частоту доминантного аллеля А(рА) в следующем поколении можно рассчитать по формуле:

$$p1 = \frac{p}{1 - Sq2}$$

(по Ф.Айала, 1984, 87)

5.8. Элементарное эволюционное явление

Это изменение генотипического и фенотипического состава популяции. Хорошим примером элементарного эволюционного явления есть тщательно изученный индустри-альный меланизм березовой пяденицы. Эта бабочка имеет белесые и серые крылья. Она ведет ночной образ жизни. Днем она сидит неподвижно на стволах деревьев, сливаясь с корой берез. Насекомоядные птицы, руководствуясь органами зрения, выедают тех

бабочек, цвет крыльев которых контрастен цвету коры. Так как ЕО в течение бесчисленных поколений благоприятствовал белым бабочкам, они в настоящее время в основном белые.

В 1848 г. на окраине г. Манчестера был пойман один экземпляр березовой пяденицы, у которой крылья были черные. Эта меланистическая форма была названа карбонари-ей. Через 50 лет, в 1898 г., белые бабочки почти исчезли, а форма карбонария составляла 99 % особей популяции. Такое изменение направления ЕО и формирование двух морф было связано с тем, что в это время индустрия Англии работала на угле. Сажа и пыль осаждались на стволы деревьев в лесах, окружавших индустриальные центры. А кора берез и других деревьев потемнела **из-за** гибели лишайников. ЕО изменил направление и благоприятствовал ь теперь темнокрылым бабочкам: славки, синицы и др. пти-' цы теперь выедали белокрылых пядениц. Через 100 лет, в 1950 году, белые бабочки снова стали доминировать — их стало около 100 %. Это связано с тем, что промышленность стала использовать другие виды энергии, атмосфера очистилась, стволы снова побелели и ЕО изменил направление. Так природа поставила эксперимент, подтверждающий теорию естественного отбора.

5.9. Микроэволюция

Микроэволюция (греч. микрос — маленький и лат. эво-tymuo — развитие) — процесс преобразования популяции или популяций под действием факторов эволюции. Термин р. А. Филипченко (1927). В разработке концепции микро-эволюции большую роль сыграли работы С. С. Четвери-Ьва, Дж. Холдейна, Р. Фишера, С. Райта, Н. В. Тимофе-ва-Ресовского, Е. Форда, Ф. Г. Добжанского, Э. Майра, Д. Г Симпсона, И. И. Шмальгаузена.

Механизм микроэволюции.

Под действием элементарных факторов на генофонд популяции происходит изменение частот отдельных генов. Это приводит к элементарному эволюционному явлению — (менению генотипического и фенотипического состава популяции. При длительном однонаправленном воздействии ЕО наблюдается дифференциация популяций. Такой процесс изучен Кэмином и Эрлихом. Они изучали популяции ужей на островах западной части озера Эри. Там было выявлено 4 класса ужей, которые отличались цветом. У змей типа А полосы отсутствуют, у типа Б полосы слабо выражены, у типа В полосы имеются, у типа Г полосы выражены лучше всего. Вокруг озера обитают ужи, относящиеся к типу Г. На островах много особей без полос. Единственным подходящим местообитанием для ужей на островах являются плоские известковые скалы, известковые обрывы и галечные отмели. С островов брали большие выборки взрослых ужей. Брали оплодотворенных самок и сравнивали соотношение типов рисунка среди потомства и среди взрослых особей. Процент особей типа А и Б в популяции взрослых особей был выше, чем в потомстве. Поэтому гипотеза возрастной изменчивости была отвергнута, так как у потомства, выращенного в лаборатории, не наблюдалось никакой возрастной изменчивости. Гипотеза избирательной элиминации была подтверждена. У змей на островах есть враги, выискивающие жертву с помощью глаз:

чайки, цапли, ястребы. Коэффициент отбора для полосатых па островах — 0,75,

для белых — 0,20, т. к. ужи без полос плохо различимы на фоне белесых плоских известковых скал. Полосатые же ужи очень заметны. Интенсивность отбора очень высокая. Вероятность выживания полосатых в 4 раза меньше вероятности выживания ужей без полос.

Микроэволюционные процессы, связанные с применением инсектицидов, привели к тому, что 350 видов насекомых стали устойчивыми к инсектицидам. У сотни видов насекомых обнаружен индустриальный меланизм. Микроэволюционные процессы, начавшиеся сотни тысяч лет назад в районе Берингии, привели к формированию трех видов чаек: клуши, серебристой чайки, хохотуньи.

5.10. Популяция — единица эволюции

В настоящее время особь не считается единицей эволюции, как во времена Дарвина. Это связано с тем, что, по мнению Э. Майра, отдельная особь не обладает собственной эволюционной судьбой. Особь — это недолговременный хранитель небольшой части генофонда — генотипа. Особь может благодаря мутациям привнести в генофонд несколько измененных или новых генов. Но это почти не изменит частоту генов в генофонде, где их насчитывается миллиарды. То есть вклад особи в эволюцию генофонда очень мал. Эволюция представляет собой особый вид изменений — это изменение генофонда популяции. Подобного рода изменения могут возникнуть только в группе организмов: отдельная особь, обособленный генотип не эволюируют. Борьба за существование отдельной особи также не имеет в процессе эволюции никакого значения. Только в том случае, когда группа особей подвергается одним и тем же ограничениям, одной и той же опасности, возможен естественный отбор некоторых особей, которые переживут эти ограничения и дадут размножающееся потомство.

Итак, особь — объект отбора, но изменения отдельной I особи ни к каким приспособлениям не могут привести. Особи, в которых имеются полезные изменения, должны находиться в сообществе особей своего вида. Это сообщество должно быть достаточно многочисленным и длительно существующим. Только при таких условиях единичное может стать общим. Адаптация — это не изменение отдельной особи, это результат длительно! о процесса смены многих поколений, контролируемых естественным отбором.

Популяция потому выступает в качестве элементарной структуры эволюции, что она в эволюционном процессе выступает как генетическое (генофонд), репродуктивное (панмиксия), экологическое (экониша) и морфологическое единство.

Глава 6. Âèä

6.1. Понятие о виде

Э. Майр пишет, что определять вещи и давать им название — это свойство, присущее человеку, оно — одно из его элементарных побуждений. Даже дикари имеют название для цветов, деревьев, птиц, рыб.

Понятие о виде поя в ил ось тогда, когда наука начала выделяться из обыденного знания. Начало возникновения понятия о виде связывают с появлением трудов древнегреческого ученого Аристотеля (384—322 до н. э.). Аристотель впервые научно разделил все известные ему живые организмы по определенным признакам на ряд

соподчиненных Групп. Описывая организацию животных, Аристотель руппировал их в роды, а в родах различал более мелкие руппы сходных организмов, которые он назвал eidos — видами. По Аристотелю, виды — "не сводимая ни на **что** другое особенность, делающая вещь тем, чем она есть".

Учение Аристотеля долго господствовало в европейской биологической науке. Аристотелевская философская традиция поиска истинной сущности вещи — определение видов — в средние века поддерживалась аптекарями и врачами по чисто практическим соображениям.

Каспар Боген (Баугин) из Базеля изучил флору Италии, Германии, Франции. Он ввел в традицию описывать растения - давать исчерпывающие характеристики новым видам на латинском языке. К. Боген начал применять биноминальную номенклатуру — называл виды двойными латинскими названиями. К. Линней только ввел эту традицию в широкий обиход. Боген пользовался понятием "род" в современном смысле (возможно, впервые в науке).

Выдающийся вклад в развитие понятия "вид" сделал Джон Рей (1628—1705) — английский ученый, который предложил первую естественную систему растений. Он же ввел понятие об однодольных и двудольных растениях. Использовал систематическую категорию рода и вида в смысле, близком к современному. Наибольшая заслуга Джона Рея заключается в том, что он за 50 лет до Линнея выделил классификацию в качестве самостоятельной научной дисциплины — науки о разделении организмов на группы в соответствии с определенными критериями (сравнительно-анотомическими признаками). Рей четко сформулировал понятие об основной таксономической единице — виде. Вид, по Рею (1693), — это совокупность практически тождественных организмов, способных в процессе размножения оставлять подобное себе потомство. Это определение вида очень емкое, так как оно включает три существенные черты (множество организмов, множество сходных организмов, самостоятельно воспроизводящаяся в природе единица) и два критерия (сходство особей одного вида и стойкое сохранение этого сходства в ряде поколений). Д. Рей первым употребил термин species - вид.

В дальнейшем выдающуюся роль в использовании понятия "вид" сыграл Карл Линней (1707-1778) - шведский естествоиспытатель, создатель искусственной классификации растений и животных. К. Линней не дал собственного определения вида, но, судя по его работам, под видом он понимал совокупность сходных по строению особей, дающих плодовитое потомство. Линней считал, что вид состоит из многих сходных индивидов, которые произошли от одной первоначальной, созданной Богом, пары. Будучи креацион истом, Линней считал, что существует столько видов, сколько первоначально произвело их "бесконечное существо". Роды, по Линнею, имеют такое же происхождение, как и виды. Несмотря на креационистскую окраску, работы Линнея имеют фундаментальное значение для возникновения и развития трансформизма и эволюционизма. Это связано с тем, что К. Линней доказал, что вид есть универсальная форма существования жизни, что это реаль-й но существующая таксономическая единица. Жан-Батист Ламарк до Великой французской революции был великим ботаником Франции (выпустил в 1778 г. "Флору Франции") и сторонником той точки зрения, согласно которой вид есть объективная систематическая категория — "виды действительно существуют в природе" (1786). После революции, став выдающимся зоологом, он начал отрицать вид как объективно существующую реальность. Ламарк

писал: "Природа создавала только особей, последовательно сменяющих друг друга, из поколения в поколение, и происходящих одни от других: виды среди них обладают лишь относительным постоянством и неизменны лишь временно" (1955, 239). Все таксономические подразделения, по мнению Ламарка, искусственны; они есть продукт человеческого ума. В природе нет ни постоянных классов, ни отрядов, ни семейств, ни родов, ни видов. Тем не менее, чтобы облегчить изучение и познание такого большого числа различных тел, полезно обозначить словом "вид" "всякую группу сходных особей, которые сохраняются из поколения в поколение в неизменном состоянии до тех пор, пока условия их существования не изменятся настолько, чтобы вызвать изменение их привычек, признаков, форм" (1955, 239). Ламарк подчеркивал, что вид имеет лишь относительное постоянство и не может быть таким же старым, как природа. Пожертвовав существованием вида как объективной реальностью Ламарк достиг поразительного эффекта: текучести живой природы. Чисто интуитивно Ламарк пришел к правильному выводу об относительном постоянстве видов.

Ч. Дарвин тоже коснулся проблемы вида. Вначале второй главы "Происхождения видов" Дарвин сделал сенсационное заявление: "Не стану я обсуждать здесь и различные определения, которые были предложены для термина "вид". Ни одно из определений не удовлетворило всех натуралистов..." (1937, 80).

Заключая обсуждение проблем, связанных с видом, Дарвин писал: "Из всего сказанного ясно, что термин "вид" я считаю совершенно произвольным, придуманным для удобства, для обозначения групп особей, близко между собой сходных, и существенно не отличающимся от термина "разновидность", которым обозначают формы, менее резко различающиеся и более колеблющиеся в своих признаках" (1937, 95). "Виды — только резко выраженные и постоянные разновидности" (1937, 99). "Согласно моим взглядам, разновидности — это виды, захваченные в процессе образования, или, как я их назвал, виды, которые зарождаются" (1949, 131). Такое отношение Дарвина к понятию "вид" логично. При эволюционном подходе к этой проблеме тогдашняя типологическая концепция вида о постоянстве видов была для Дарвина неприемлема. Дарвиновское представление о виде было динамичным: разновидность как зарождающийся вид, позже — вид, распадающийся на разновидности, и т. д. Дарвин не отрицал реальности вида в природе, он отрицал определение понятия "вида" и постоянство вида во времени.

Дарвиновское решение этой проблемы удачно объединяло идею эволюции с представлением о реальности вида. Динамичность, текучесть вида, его способность к дивергенции — вот что характерно для вида, по мнению Дарвина. Такое представление о виде у Дарвина сформировалось на основе принципа естественного отбора, который позволяет представить процесс эволюции как единство непрерывности и конечности вида. Вид, по Дарвину, следует рассматривать как существующую в природе единицу, становление, преобразование и гибель которой есть моменты процесса эволюции.

6.2. Критерии вида

Критерий от греческого "критерион" — средство для суждения.

Критерий — признак, по которому производится определение вида организма. Критерии, по которым можно судить о принадлежности данных особей к одному виду,

следующие: морфологический, физиологический, биохимический, экологический, этологический, кариотипический, географический.

Морфологический критерий — использование признаков 1 внешнего строения, строения отдельных структур, эмбриологических признаков для принятия решения о таксономической принадлежности организма. Самый старый | и наиболее употребляемый критерий. В классифицировании насекомых учитываются строение ротового аппарата, ходильных конечностей, жилкование крыла. При классифицировании ресничных червей — строение глотки и половой системы. При установлении видовой принадлежности полихет учитывается строение личинок, габитус, анатомия.

На морфологическом критерии выросли систематика растений и животных. Этот критерий не абсолютный: из-за изменчивости нет ни одного морфологического признака, который позволил бы маркировать именно вид, а не подвид или вид-двойник. Сейчас у некоторых животных обнаружены виды-двойники (у черных крыс, у "малярийного комара").

Кариотипическии критерий — использование числа хромосом в хромосомном наборе и их строения для таксономических целей. Клетки особей каждого вида имеют определенное количество определенных хромосом. Методика определения кариотипа доведена до состояния применимости в полевых условиях. Это один из надежнейших современных критериев вида. Но встречаются различные виды, имеющие одинаковое число хромосом: малярийный плазмодий — 2п = 2, лошадиная аскарида — 2п = 2, вошь головная — 2п = 2, шпинат — 2п = 12, муха домовая — 2п = 12, ясень — 2п = 48, шимпанзе — 2п = 48, таракан — 2п = 48, 13 видов макак имеют диплоидное число хромосом, равное 42.

Физиологический критерий — использование физиологических признаков для дискриминации видов. К ним относятся теплоустойчивость гамет и соматических клеток, репродуктивная изоляция (см. "Изоляция как эволюционный фактор") и др. Репродуктивная изоляция не есть абсолютный критерий видовой принадлежности, т. к. есть организмы, которые размножаются бесполым путем.

Биохимический критерий — это использование данных биохимии для решения таксономической принадлежности организма. В зависимости от практического значения организма применяют такие биохимические методы: химический анализ для выявления веществ, свойственных определенным группам организмов, иммунологические реакции (реакция преципитации, серологические тесты), хроматографический анализ, определение соотношения пурино-вых и пиримидиновых оснований в ДНК, гибридизация ДНК, электрофорез.

Реакция преципитации *(греч. преципитатио — сбрасывание)* — реация осаждения комплекса антиген-антитело.

Хроматографический анализ позволяет разделять и анализировать смесь веществ благодаря различной сорбции (поглощению) сорбентом составных частей исследуемой смеси веществ.

При гибридизации ДНК молекулы исследуемых видов разделяют ферментом на две нити. Затем нити одного вида гибридизируют с нитями другого вида. В зависимости от количества различий в последовательности нуклеотидов ДН К будут соединяться отдельные участки ДН К - гомологичные. Например, методом гибридизации было выявлено, что ДНК человека на 78 % гомологична ДНК макаки, на 28 % ДНК быка, на 8 % ДНК лосося, на 2 % ДНК бактерии кишечной палочки. Данный критерий

дорогостоящий и имеет малую разрешающую способность: не дискриминирует виды.

Метод электрофореза белков позволяет определять видовую принадлежность по картам электрофоретических фракций белков. Электрофорез — это направленное перемещение электрически заряженных частиц в электропроводящем растворе. Метод гель-электрофореза позволяет разделять белки, различающиеся по одной аминокислоте. При гель-электрофорезе образцы измельченной ткани или крови гомогенизируют, чтобы перевести в раствор содержащиеся в ткани белки. Затем этот раствор помещают на крахмальный, агаровый или полиакриламидный гель. Через гель пропускают электрический ток. Под его действием белки движутся в определенном направлении и с определенной скоростью в зависимости от входящих в их состав аминокислот, величины белковой молекулы и ее конформации. Через несколько часов прекращают пропускание электрического тока. Положение каждого белка выявляют, обрабатывая гель красителем, специфичным для изучаемого белка - обычно ферментом.

Поскольку каждая аминокислотная цепь в любом белке есть продукт одного гена, этот метод позволяет оценить число локусов, несущих множественные аллели и гетерозиготность особей.

Географический критерий — использование данных по распространению вида (ареалу) для таксономии. Взятый изолированно, он позволяет возводить в ранг географической расы или вида каждую пространственно-обособленную популяцию. Не имеет решающего значения, т. к. ареалы видов могут совпадать полностью или частично.

Этологический критерий вида — использование данных по этологии (поведению) для разграничения видов. Данные по пению, танцу, ухаживанию, миганию света, способу постройки гнезда используются в таксономии. Но видоспецифические элементы поведения имеют сезонный характер. Фиксированный материал, с которым обычно имеет дело таксономист, ничего не говорит о поведении. К тому же сложность в поведении характерна только для высших животных.

Экологический критерий вида — использование данных по местообитанию вида, эконише вида, роли в экосистеме для таксономии. Сам по себе этот критерий не позволяет расчленить экологические формы внутри вида, он недостаточный для определения видовой принадлежности особи.

Часто выделяют *генетический критерий вида.* По мнению Э. Майра, это "не имеет смысла, так как все признаки являются генетическими", т. е. формируются под контролем генетической программы.

Таким образом, среди критериев вида нет ни одного, который можно было бы использовать как единственный абсолютный видовой критерий.

6.3. Концепции вида

Э. Майр, рассмотрев многочисленные концепции вида, разделил их на 3 группы в зависимости от философских основ концепций: типологическая, номиналистическая,

биологическая.

<u>Топологическая концепция вида.</u> Философское основание этой концепции — эссенциализм *(лат. эссентиа - сущность).*

Это точка зрения Платона, Аристотеля и их последователей, согласно которой задача истинного знания, или науки, — открывать и описывать истинную природу вещей, т. е. их скрытую реальность или сущность. Причем, эссенциалисты считают, что сущность можно открыть с помощью интуиции. Согласно типологической концепции все материальное разнообразие в природе отражает существование в природе

универсалий, или типов. Живые организмы — копии своих типов. Особи одного вида - копии или отпечатки своего типа. Изменчивость — не что иное, как результат несовершенства проявления идеи при материализации. Типолог верит в постоянство таксонов и в их четкую разграниченность. Такой концепции вида придерживался К. Линней и его последователи. Типологическая концепция вида в практическом аспекте основывается на устойчивых отличительных признаках — то ли морфологических, то ли белковых. В современной систематике остался важный элемент классифицирования, связанный с типологизмом: каждый новый описываемый вид должен иметь голотип — стандартную особь, которую хранят в музеях и с которой сравнивают новые описываемые формы. В настоящее время отказались от типологической концепции вида. Это связано с тем, что, во-первых, в природе особи одного вида могут резко отличаться в случае полового диморфизма (павлин, жук-олень), при полиморфизме (пчелы, термиты), вследствие возрастной изменчивости (угорь, краб). Во-вторых, были обнаружены виды-двойники - морфологически сходные, но репродук-тивно изолированные популяции. Виды-двойники не поддаются диагностике с помощью обычных методов. У черных крыс обнаружено два вида-двойника с 38 и 42 хромосомами. "Малярийный комар" долго считался одним видом, теперь обнаружено, что это комплекс из 6 видов-двойников.

Номиналистическая концепция вида. Философская основа этой концепции — номинализм *(лат. номиналис — именной).*

Номинализм возник в Древней Греции (Антисфен, Диоген Синопский) в противовес "миру идей" Платона. Согласно этой концепции в живой природе существу ют только особи, а не виды. Вид — это умозрительное понятие. Виды были придуманы для того, чтобы можно было изучать большое количество особей. Номиналистическая концепция вида была популярна во Франции в XVIII веке (Ламарк, Бюффон). Отчасти сторонником номиналистической концепции был Ч. Дарвин. И в настоящее время существуют номиналисты. Они уверены, что существуют только особи, а виды — это абстракции, созданные человеком. Но при изучении диких племен выяснилось, что они именуют не особи, а группы особей — виды. Когда номиналистам приходится иметь дело с видом, они рассматривают его как особь высшего порядка.

Биологическая концепция вида — концепция, по которой основным критерием вида есть нескрещиваемость (репродуктивная изоляция).

Формирование биологической концепции началось после 1750 года. Окончательно ее сформировал К. Иордан (1905) и Ф. Добжанский (1937). Эта концепция отличается от прежних тем, что учитывает чисто биологические постулаты.

1. Виды определяются не различием, а особенностями.

2. Виды, как правило, состоят не из особей, а из популяций.

3. Решающий критерий вида - не плодовитость при скрещивании, а репродуктивная изоляция.

4. Члены вида образуют генетическое единство, обладающее генофондом.

5. Члены вида образуют репродуктивное сообщество:

самцы и самки одного вида воспринимают друг друга как потенциальных партнеров для воспроизведения потомства.

6. Вид — это экологическое единство: члены популяции взаимодействуют как одно целое с другими популяциями экосистемы.

Биологическая концепция вида объединяет элементы типологической концепции (виды — объективная реальность) и номиналистической (вид имеет статистические ха-

рактеристики, характеризуется средними показателями, полученными при изучении отдельных особей). Эта концепция разрешает конфликт между постоянством вида натуралиста и пластичностью вида эволюциониста.

Политипическая концепция вида — концепция, согласно которой вид может включать в себя несколько подвидов.

Н. И. Вавилов в своей работе "Линнеевский вид как система" (1931) показал, что вид состоит из соподчиненных элементарных единиц. Благодаря работам Л. С. Берга, В. Л. Бианки постепенно в биологии стала формироваться концепция политипического вида. Окончательно концепция политипического вида сложилась благодаря работам А. Кляйншмидта, Б. Реша, Э. Штреземанна и в особенности благодаря работам Эрнста Майра. Виды, которые не разделяются на подвиды, называются монотипическими. Виды, содержащие два и более подвида, называются политипическими. Вид обычно включает в себя экологические, местные (локальные) популяции, а некоторые виды — и географические популяции (подвиды). Бурый медведь имеет 8 подвидов, лисица - 17, соболь - 6, горностай - 11, ласка - 8, белка - 29, заяц-беляк - 10 (Парамонов, 1945). Наличие подвидов — результат микроэволюции. Признание того факта, что многие виды политипичны, стало важнейшим событием в таксономии XX века, т. к. концепция политипичности позволила упростить классификацию многих групп организмов.

Так, например, в орнитологии объединение в политипические виды географически замещающих друг друга форм, каждая из которых ранее была описана как отдельный монотипический вид, сделало систему более ясной. К 1910 г. было зарегистрировано около 19 тыс. монотипических видов, политипичность позволила свести их к 8600 видам.

6.4. Проблема вида в современных условиях

Несмотря на кажущуюся простоту проблемы и наличие общего решения ее, данного Ч. Дарвином, дискуссия по проблеме вида все еще продолжается. Причина такого положения в том, что вид одновременно есть и результат эволюционного процесса, и арена действия естественного отбора, и этап процесса эволюции.

Проблема вида спустя полтора столетия после выходя трудов Ч. Дарвина, проблема возникновения одного вида из другого - стержневая проблема теории эволюции. К тому же, вид — не только единица классификации, но основная единица в экологии, этологии.

Определение видовой принадлежности имеет огромное практическое значение. Так, А. Флеминга 1929 г., обнаружив антибиотиковый эффект пенициллина (гибель стафилококков), оказался перед проблемой определения вида плесени, производящей антибиотик. Без этого невозможны были бы эксперименты, а тем более производство антибиотика. Флеминг (лауреат Нобелевской премии за 1945 г.) взялся за определитель и выяснил, что это был "Пенициллиум хризогенум". Но Флеминг решил обратиться к молодому ирландскому микологу К. Дж. Ла Туш, чтобы тот помог в определении вида плесени, и Ла Туш определил его как "Пенициллиум гивгит". Два года спустя американский миколог Том определил, что эта плесень относится к виду "Пенициллиум нотатум". И только после определения видовой принадлежности чудесного гриба стали возможны эксперименты, селекция и промышленное производство (1943) пенициллина.

Ф. Энгельс считал, что "...без понятия вида вся наука превращается в ничто, т. к.

все отрасли (биологии) нуждаются в понятии вида в качестве основы" (соч. т. 20, 535).

И хотя вид есть одна из основных единиц организации живой материи, определение этого понятия представляет чрезвычайные трудности. Об этом свидетельствуют ниже приведенные определения.

Ч.Дарвин: "Вид есть не что иное, как резко выраженная и постоянная разновидность" (1859).

Р. Гессе: "Вид есть совокупность всех живых форм, обладающих одинаковыми существенными признаками, происходящих друг от друга и при спаривании дающих плодовитое потомство" (1936).

В. П. Комаров: "Вид есть совокупность поколений, происходящих от общего предка и под влиянием среды и борьбы за существование обособленных отбором от остального мира живых существ; вместе с тем вид есть определенный этап в процессе эволюции" (1949).

Н. Ф. Реймерс: "Вид — качественно обособленная форма живого вещества" (1988).

А. Яблоков, А. Юсуфов: "Вид - качественный этап эволюционного процесса, эволюционно-устойчивая генетико-экологическая система" (1989).

Э. Майр: "Виды - это группы скрещивающихся естественных популяций, репродуктивно изолированные от других таких групп" (1974).

6.5. Специфика вида у агамных, облигатнопартеногене-тических и самооплодотворяющихся организмов

Современное определение понятия "биологический вид" содержит понятие "популяция", которое, в свою очередь, содержит понятие "панмиксия" — возможность свободного скрещивания. Такое определение вида неприменимо к организмам, размножающимся агамно, облигатнопар-теногенетически и к самооплодотворяющимся организмам.

Агамные (грен. агамос — безбрачный) организмы — это организмы, которые размножаются без участия гамет (половых клеток). К ним относятся амебы, эвглены, хлорелла, плеврококк и др. Эти организмы образуют клоны**.** Клон *(греч. клон - побег, отпрыск)* — генетически однородное потомство одного организма, образовавшееся путем бинарного дробления и преимущественно путем вегетативного размножения.

Облигатнопартеногенетические организмы — это организмы, которые размножаются только путем партеногенеза. Партеногенез *(греч. партенос - девственница и генезис — рождение)* — форма полового размножения, развитие организма из неоплодотворенной яйцеклетки. Облигатнопартеногенетическими организмами есть некоторые тли, орехотворки, кавказская скальная ящерица.

Самооплодотворяющиеся организмы встречаются среди плоских паразитических червей (печеночный сосальщик, бычий цепень, свиной солитер), а также среди растений-самоопылителей (фиалки, кислицы, некоторые виды ковыля).

Из-за отсутствия обмена генами у агамных, облигатно-партеногенетических и самооплодотворяющихся организмов нет генетического единства — важной характеристики вида. После того, как акцент стали делать не на генетическую замкнутость видов, а на генетическую их устойчивость, "приложимость концепции вида к агамным и облигатнопартеногенетическим формам стала особенно ясной" (Яблоков,

Юсупов, 1989, 182). Эти авторы полагают, что "у таких форм видом надо считать систему близких биотипов — группу фенотипически сходных особей, обладающих близкородственным генотипом, занимающих общий ареал и связанных общностью эволюционной судьбы" (там же).

По мнению академика А. Л. Тахтаджяна, "несмотря на хорошо известную неравноценность видов у разных организмов, их разную структуру и разные способы размножения, категория вида в современной биологии является универсальной" (1984). "Признание универсальности видовой категории в органическом мире не означает, что у этих организмов должны существовать виды, идентичные видам с перекрестным оплодотворением".

Тахтаджян дает такую, универсальную, по его мнению, формулировку понятию "вид": "Вид — обособившаяся в процессе эволюции система клонов или популяций, объединенная общими признаками (морфологическими, экологическими, биохимическими, генетическими, ареалом)". Боркин и Даревский определяют вид более лаконично:

"Вид — совокупность популяций и клонов, эволюирующая независимо от других таких совокупностей" (1980).

Признание универсальности видовой категории в органическом мире не означает, что у бесполых форм должны существовать виды, идентичные видам, размножающимся половым путем.

Глава 7. Видообразование
7.1. Понятие о видообразовании

Видообразование - это процесс изменения старых видов и появления новых в результате накопления новых признаков. Видообразование происходит на микроэволюционном уровне. При этом имеет место процесс превращения генетически открытых систем (популяций и групп популяций) в генетически закрытые — устойчивые системы (виды).

7.2. Увеличение видового разнообразия

Если судить по ископаемым остаткам, в процессе развития жизни на Земле происходило увеличение видового разнообразия. Это видно даже по изменению численности семейств. Считается, что в кембрийский период (570— 500 млн. лет назад) насчитывалось 50-100 семейств, в девонский ериод (400- 350 млн. лет назад) - около 300, в триасе (230— 180 млн. лет назад) — около 350, ныне насчитывают около 900 семейств различных организмов животного царства.

Палеоботанические данные об изменении численности видов высших растений таковы: девонский период — около 12 тыс. видов, каменноугольный (350— 280 млн. лет назад) — около 27 тыс. видов, пермско-триасовое время (280— 180 млн. лет назад) — около 43 тыс. видов, юрский период (180—135 млн. лет назад) — около 60 тыс. видов, меловой период (135—67 млн. лет назад)—около 100 тыс. видов, кайнозой - около 300 тыс. видов.

7.3. Скорость видообразования

Предполагается, что скорость изменения количественных морфологических признаков в ряду поколений составляет 1—5 % за млн. лет. Дж. Холдейн и М. Нимура показали, что максимальное число локусов, по которым одновременно может происходить замена генов, не может превышать 12. При большем числе замещающихся генов популяция вымирает. Холдейн предполагал, что для возникновения нового вида достаточно замещений аллелей в 1000 локусов. По расчетам, для этого требуется не менее 300 тыс. поколений. Такая скорость видообразования согласуется с палеонтологическими данными о темпах видообразования у млекопитающих.

В настоящее время палеонтологами и неонтологами установлено, что скорость эволюции у разных групп имеет значительные отличия.

7.4. Формы видообразования

Видообразование по наличию или отсутствию ветвления делится на филетическое и дивергентное. Филетическое видообразование по наличию или отсутствию прогрессивных изменений делится на стасигенез и анагенез. Дивергентное видообразование по наличию или отсутствию пространственного обособления (изоляции) делится на симпатрическое и аллопатрическое. В зависимости от скорости процесса дивергентное видообразование делится на постепенное и внезапное. У лишайников видообразование происходит путем симбиогенеза.

7.5. Филетическое видообразование

Это процесс превращения одного вида в другой, трансформация вида-предка в вид-потомок в течение больших отрезков времени без формирования дочерних видов. По наличию или отсутствию прогрессивных изменений, в зависимости от скорости превращения одного вида в другой, филетическос видообразование делится на стасигенез и анагенез.

Стасигенез *(греч. стазчс — застой)* — длительное существование вида без изменений. Такой тип видообразования характерен для персистентныхформ - "живых ископаемых". Плеченогое животное — бранхиопода лингула — обитает в настоящее время в эстуариях дальневосточных азиатских рек, в субтропиках. Классификация бранхиопод строится на строении раковины. Раковина лингулы не отличается от раковины плеченогого, которое существовало в палеозое, около 500 млн. лет назад. Головоногий моллюск наутилус остается неизменным (если судить по раковине) с мелового периода, т. е. около 130 млн. лет. Пчела медоносная существует не изменяясь последние 45 млн. лет.

7.6. Анагенез

Это процесс быстрого прогрессивного преобразования вида, не сопровождающийся распадением его на дочерние виды.

Кролики на острове Порто-Санто изменились фенотипически и приобрели репродуктивную изоляцию за 400 лет. В среднем плейстоцене, начавшемся 2 млн. лет назад, на Кавказе в течение 50-60 тысяч поколений существовал один вид зубра. Позже он трансформировался в новый вид, причем переход к новому виду занял 2—4 тыс. поколений (10—16 тыс. лет).

7.7. Дивергентное видообразование

Это видообразование, при котором исходный вид дает два или несколько дочерних видов. Ч. Дарвин обсуждал в своих работах, в основном, этот тип видообразования. Адаптивная радиация, идиоадаптация, иррадиация, кладогенез, экологическая дифференцировка — все это дивергентная форма видообразования. Дарвину ставили в упрек, что он дивергенцию понимал только как раздвоение исходного таксона. На самом деле и в тексте "Происхождение видов" и на дарвиновской схеме видообразования есть и филетическое (без расщепления предкового вида), и расщепление на 2,3,4, 5, 6 дочерних таксонов..

Дивергентное видообразование в зависимости от наличия пространственной изоляции делится на симпатрическое и аллопатрическое.

7.8. Аллопатрическое видообразование

Это географическое видообразование, образование новых видов из географических

популяций. Греческое слово "аллос" означает "чужой", а "патрис" - "родина". Дарвин уделял внимание географической изоляции, географическим расам, подвидам. Но теория географического видообразования создана К. Джорданом, Б. Реншем, Ф. Добжан-ским, Э. Майром. Это видообразование есть результат пространственной изоляции, значение которой первым подчеркнул М. Вагенер.

Предполагается, что схема последовательности событий при географическом видообразовании такова. Вид имеет обширный ареал. Вследствие неоднородности условий существования в разных районах ареала возникает генетическая неоднородность этого вида. Происходит географическая дифференцировка родоначального вида на географические популяции — популяции, населяющие территорию с географически однородными условиями существования. Изначально целостный ареал вида в какой-то момент, в силу внешних по отношению к данному виду причин, распадается. Исторически возникшие географические причины (изменение климата, появление гор, проливов, ледников, хребтов, рек и т. д.) вызывают географическую изоляцию части или частей вида. Изолированные популяции после этого эволюируют независимо. В каждой изолированной географической популяции направление отбора будет иное, чем в остальных — сестринских популяциях. С течением времени микроэволюционные процессы приводят к значительным изменениям генофонда и фенотипического состава этих популяций. Между разобщенными географическими расами развивается репродуктивная изоляция. В зависимости от степени репродуктивной изоляции формируются подвиды, а затем — аллопатрические виды. Первичный родительский ареал распадается на ареалы дочерних видов. С течением времени, при исчезновении преград, целостность ареала может восстановиться. Дочерние виды в этом случае могут или гибридизироваться (в случае недостаточной генетической дифференциации), или они станут симпатрическими видами.

Видообразование у ландыша. Ландыш обыкновенный распространен в лесах всей Европы, на северных склонах Кавказа и в Забайкалье. В горах Кавказа распространена кавказская форма, на Дальнем Востоке — маньчжурская. Выдающийся ботаник В. Л. Комаров считал, что эти формы образовались под влиянием оледенения. Исходный родительский вид несколько миллионов лет назад был широко распространен в широколиственных лесах Евразии. В четвертичный период ареал ландыша был разорван ледниками на несколько самостоятельных, изолированных частей. Поэтому ныне ландыш в виде обособленных форм сохранился в Южной Европе, Закавказье, на Дальнем Востоке.

7.9. Географические изоляты

Это популяция или группа популяций, которые не имеют свободного обмена генами с другими популяциями своего вида из-за внешних преград.

Географический изолят обычно представляет собой часть вида, изолированную географической преградой. Эта асть вида может находиться на какой-либо стадии географического видообразования - на стадии географической расы (подвида), полувида, надвида.

Фактически каждый географический изолят — это "зарождающийся вид".

Кильдинская треска. Эта форма трески представляет собой ясно выраженный подвид. Она отличается очень малым размером по сравнению с океанической. Обитает

она на острове Кильдине, в озере Могильном. Особенность озера в том, что в его верхнем горизонте (3—5 м) вода почти пресная, тогда как в нижних слоях вода морская. В связи с поднятием острова Кильдина залив моря оказался изолированным от моря и стал озером. В новых условиях и сформировался кильдинский подвид трески. На это ушло всего несколько сот лет.

Географические изоляты обычны на островах.

7.10. Подвиды

Подвиды, или географические расы, — это совокупность фенотипически сходных популяций вида, населяющих часть ареала вида и отличающихся по диагностическим признакам от других популяций того же вида.

Ч. Дарвин знал о существовании подвидов. Он писал: "Географические расы, или подвиды, представляют собой местные формы, полностью определенные и изолированные". У сосны обыкновенной выделены следующие подвиды: сосна лапландская, сосна крючковатая (на Кавказе) и т. д. Название подвида состоит из трех слов: родового, видового и подвидового.

Альпийский заяц-беляк. В Альпах распространен особый альпийский заяц, являющийся подвидом зайца-беляка. Его ареал резко обособлен от основного ареала вида. Заяц-беляк как вид существует с середины плейстоцена (около 1,5 млн. лет назад). В Альпы он мог проникнуть в период максимального оледенения, когда ледники опускались до 50-й параллели. Десять тысяч лет назад ледник отступил. После этого произошло разъединение ареала и началось формирование альпийского подвида зайца-беляка.

Ольхонский подвид сибирского мака. Сибирский мак распространен от Алтая до Забайкалья. На острове Ольхон (в северо-западной части Байкала) имеется особая форма, определяемая специалистами в качестве подвида.

Подвиды белуги. Белуга — одна из самых крупных рыб, встречающихся в пресных водах. Ее длина — 4—6 м, масса — 1-1,5 т. Сейчас в этом виде выделяют 3 подвида: азовский, каспийский, черноморский. Возникновение этих подвидов связано с Сарматским бассейном. Черное, Азовское и Каспийское моря имеют единое происхождение. Южно-русский прогиб земной коры (геосинклиналь) — остаток древней геосинклинали Тетиса — древнейшего океана, отделявшего Лавразию от Гондваны. Тетис существовал до начала кайнозоя. В верхнем миоцене на месте южных морей сформировался Сарматский бассейн. В остатках этого бассейна (Черное, Азовское, Каспийское моря после их изоляции друг от друга около 2 млн. лет назад) и сформировались подвиды белуги.

7.11. Симпатрическое видообразование

Термин образован из греческих слов "сим" — вместе и "патрис" — родина. *Симпатрическое видообразование* — это возникновение нового вида в ареале родительского. По механизму образования дочерних видов Симпатрическое видообразование делится на экологическое, аллохронное, полиплоидное, гибридное и хромосомное.

7.12. Экологическое видообразование

Это образование новых видов из предкового вследствие экологического разобщения. Вид — это сложная биологическая система, состоящая из группировок организмов, обладающих в силу изменчивости различиями по всем признакам. Каждый вид занимает определенный ареал, в различных частях которого условия отличаются. И чем больше ареал, тем существеннее эти различия, т. к. видовой ареал. как правило, включает в себя несколько экосистем. В экологически расчлененной среде идет экологическая дифференциация вида на биотипы и экотипы. Чем разнообразнее условия среды в местах обитания данного вида, тем сильнее его экологическое расчленение. В каждом местообитании (биотопе, микробиотопе) идет отбор средой особей, наиболее ей соответствующих, путем преимущественного выживания и размножения — путем естественного отбора. Диф-ференцировка вида на экотипы приводит к более полному использованию территории, так как осваиваются ранее недоступные местообитания, стации, ниши. Вид постепенно дифференцируется на экологические популяции. Становление изолирующих механизмов, уменьшающих поток генов, ведет к формированию дочернего подвида, а затем — нового вида.

Фиалка. Фиалка трехцветная обитает на лугах, среди кустарников, фиалка полевая — на полях, фиалка собачья — в лесах, фиалка болотная — на лугах, в сырых лесах, фиалка опушенная — на опушках, в оврагах, на склонах.

Колюшка. В Кандалакшском заливе Белого моря обитает рыбка колюшка трехиглая. На боках у этих рыбок имеются боковые пластинки, по 20—30 штук. В прибрежных пресноводных, изолированных от моря озерах, возраст которых не превышает 5—7 тыс. лет, обитают формы, имеющие только по 3-8 боковых пластин, расположенных в передней части тела. В озеро Карьер около 20 лет назад вселили из моря морскую форму. Через полтора десятка лет в озере обнаружили три морфы — морскую, пресноводную и форму с 10—20 боковыми пластинками, которые формируют и киль, и отдельно пластинки на передней части тела. Полиморфизм существовал только на начальном этапе обитания в пресной воде. Постепенно две формы были элиминированы генетически и осталась одна пресноводная форма. Предполагается, что у других форм хуже осморегуляторный аппарат.

Только экологическим видообразованием можно объяснить наличие в одной экосистеме - в озере Байкал - 50 видов бычков, 250 видов бокоплавов.

7.13. Аллохронное видообразование

Видообразование, при котором дивергенция происходит вследствие разновременности и разносезонности размножения. В результате аллохронного видообразования возникли озимые и яровые популяции форели в озере Севан, озимые и яровые формы белуги. В пойме Волги образовались по 2 вида житняка, костра, шетинника (мышея). Одни из них дают семена до разлива, другие — после разлива. Обыкновенная креветка имеет две расы: одна мечет икру весной, другая — осенью.

7.14. Полиплоидное видообразование

Это процесс возникновения нового вида вследствие кратного увеличения хромосомного набора, который называется эуполиплоидия, или автополиплоидия. При эупо-липлоидии происходит дупликация всего хромосомного набора. Это порождает у некоторых видов ряд полиплои-дов. Так, есть пшеницы с 14, 21, 28...42 хромосомами. Полиплоидный ряд картофеля: 12, 24, 48, 72. Сорго имеет такой полиплоидный ряд: 10, 20, 40. У метасеквойи 2п = 2х = 22, а у секвойи 2п == 6х = 66. Рыжий таракан имеет 24 хромосомы, а черный — 48. Форель, сиг, лосось, хариус — все эти виды рыб эуполиплоиды. Полиплоидия хорошо совмещается с гермафродитным способом размножения. Так как большинство высших растений гермафродиты, то среди них много — около 50 % - полиплоидов. У животных полиплоидия встречается значительно реже, чем у растений. Полиплоидия обнаружена у иглокожих, членистоногих, аннелид, плоских червей, у ящериц.

Полиплоиды имеют преимущества в борьбе за существование, так как они более морозостойкие, засухоустойчивые, имеют большую иммунность. Именно поэтому в суровых условиях количество полиплоидов увеличивается: на Кавказе полиплоиды составляют 50,5 %, на Алтае — 62,9 %, на Памире — 85,9 %, в юго-западной Гренландии — 71 %, в северной Гренландии — 86 %.

7.15. Гибридное (аллополиплоидное) видообразование

Это образование новых видов путем межвидового скрещивания и последующего удвоения гибридного хромосомного набора. Межвидовая гибридизация имеет почти непреодолимые препятствия в форме биологической изоляции. Спонтанные природные межвидовые гибриды обычно бесплодны вследствие различий в числе, в структуре хромосом, невозможности конъюгации их в мейозе ввиду отсутствия гомологичных хромосом, неправильного расхождения их. Эти несоответствия нарушают также процесс оплодотворения, митотическое деление в процессе дробления. Но если гибридизация будет сопровождаться удвоением гибридного кариотипа - полиплоидией, эти трудности становятся преодолимыми. Явление удвоения гибридного кариотипа называется аллополиплоидией. Поэтому гибридное видообразование называют также аллополиплоидным. При аллополиплоидии каждая хромосома гибридного кариотипа будет иметь своего гомолога.

Природные спонтанные аллополиплоиды — это новые виды, а иногда и роды. Они фертильны, но с родителями не скрещиваются, так как между аллополиплоидом и его ди-плоидными родителями существует преграда в виде несоответствия числа хромосом (хромосомная стерильность). Аллополиплоидия — обычный способ видообразования у цветковых растений, но у голосеменных это явление редкое. Полиплоидия обычна у зеленых водорослей, но необычна у бурых и красных. Природные аллополиплоиды:

рябинокизильник, слива, тумак, толай (гибрид зайца-русака с зайцем-беляком), мул (гибрид кобылы и осла), кидас (гибрид соболя и куницы). Встречаются гибриды карпа и сазана, бестер (гибрид белуги и стерляди). Примерно сто лет тому назад в Саутгемптонском порту (Англия) появился природный гибрид — аллополиплоид

спартины. Гибрид имел 2п = 126, а два исходных вида имели по 56 и 70 хромосом в кариотипе. Но это было не просто межвидовое скрещивание (56 + 70= 126), а гибридизация с последующим удвоением хромосомного набора (28 + 35 = 63 х 2 =126).

Аллополиплоид оказался более мощным по сравнению с родительскими видами. Спартину садят на голландских дамбах для их укрепления.

7.16. Доказательства гибридного видообразования

Экспериментально доказана возможность гибридного — аллополиплоидного — возникновения некоторых культурных видов растений.

В 1936 году В. А. Рыбин осуществил ресинтез сливы. Предполагалось, что слива возникла в результате природной гибридизации алычи с терном, т. к. слива имеет 2п = 48, а терн — 2п = 32 и алыча — 2п = 16. Это аллополиплоид (16+8=24Х2=48).

Г. Д. Карпеченко в 1924 году получил межродовой капустно-редечный гибрид. И капуста, и редька имеют одинаковое количество хромосом в кариотипе (2п = 18). При скрещивании капусты и редьки были получены капустно-редечные 18-хромосомные гибриды. Но они были совершенно бесплодные, так как хромосомы у видов были разными по структуре: "капустные" и "редечные" хромосомы в мейозе не конъюгировали друг с другом. Изредка у вообще бесплодного гибрида, в результате геномной мутации, наблюдалось нерасхождение хромосом и возникали гаметы с нередуцированным числом хромосом. Используя гаметы с удвоенным геномом, Карпеченко получил 36-хромосомные полиплоиды. И они оказались плодовиты. Фертильность этого амфидиплоида объясняется тем, что он имел 9 пар капустных и 9 пар редечных хромосом. Во время мейоза, в процессе гаметогенеза, гомологичные хромосомы нормально между собой конъюгируют и затем нормально распределяются по гаметам.

А. Р. Жебрак в 1957 году осуществил ресинтез 42-хромосомной пшеницы. Он скрестил 28-хромосомную и 14-хромосомную пшеницу. У гибридов после скрещивания спонтанно произошло удвоение хромосомного набора. Таким образом выяснилось, что и 42-хромосомная пшеница — это полиплоид,аллополиплоид.

7.17. Хромосомное видообразование

Это возникновение новых видов путем преобразования кариотипа, изменения строения хромосом. Дивергенция ; происходит вследствие преобразования одноплечих хромосом вдвуплечие путем робертсоновских слияний.

Лемминги на острове Врангель имеют 2п = 28, а число : плеч NP = 54, на Аляске у них 2п = 33, NP = 54, на острове Лаврентия 2п = 34, N P = 54, на севере Канады 2п = 32,33,34, NP=54.

7.18. Симбиогенный тип видообразования

Это процесс образования новых таксонов путем эволюционно закрепленного симбиоза (мутуализма). Виды лишай ни ков возникли в результате симбиоза гриба, бактерий, цианобактерий или водорослей (плеврококк, хлорелла).

7.19. Постепенное и внезапное видообразование

По скорости возникновения нового вида видообразование делится на 2 группы —

постепенное и внезапное. К постепенному видообразованию относятся следующие:

филетическое, экологическое, географическое, аллохронное. К внезапному видообразованию относится гибридное, полиплоидное и хромосомное видообразование. При внезапном видообразовании возникновение нового вида происходит за короткий срок. Мгновенное видообразование (в эволюционном смысле) связано с быстротечной перестройкой хромосомного набора в случае полиплоидии, аллополиплоидии и хромосомных перестроек.

Внезапное видообразование не было известно Ч. Дарвину В своей книге он несколько раз повторил выражение Лейбница: "Природа не делает скачков".

РАЗДЕЛ VI. ЭВОЛЮЦИЯ

Глава 1. Эволюция

Глава 2. Формы эволюции

Глава 3. Тенденции эволюции

Глава 4. Вымирание

Глава 5. Макроэволюция

Глава 1. Эволюция

1.1. Понятие об эволюции

Термин "эволюция" взят из латинского языка, где он обозначал "развитие". Этот термин в биологии вначале использовался эмбриологами, а именно преформистами. Термин "эволюция" в современном смысле (постепенный, закономерный переход из одного состояния в другое) впервые применил Ш. Боннэ в 1762 г. В "Происхождении видов" Дарвин употребил этот термин несколько раз. Он писал: "В былое время мне приходилось беседовать об эволюции с очень многими натуралистами, и я ни разу не встретил сочувственного отношения к этому воззрению. Очень возможно, что и тогда уже некоторые из них были убеждены в существовании эволюции, но они или отмалчивались, или выражались двусмысленно". "Теперь положение совершенно изменилось, и почти каждый натуралист допускает великий принцип эволюции" (1937, 719). И в этих словах отражен научный подвиг Ч. Дарвина: в течение 40 лет он ввел эволюционное мышление в биологию.

Эволюция — это необратимое и в известной мере направленное историческое развитие живой природы во времени, сопровождающееся изменением генетического состава популяций, возрастанием разнообразия организмов, формированием адаптации, образованием и вымиранием видов, преобразованием экосистем и биосферы в целом

<u>Выделяют такие характерные черты эволюции:</u>

1. Эволюция - это статистическая трансформация популяций, т. к. эволюция может совершаться только в статистически насыщенных ансамблях родственных организмов, способных служить полем действия естественного отбора.

2. Эволюция, обусловленная естественным отбором, состоит в том, что особи с определенными генотипами и фенотипами оставляют больше выживающих и размножающихся потомков, чем особи других генотипов. Поэтому эволюция — это изменение генетического состава
популяции.

3. Эволюция — это творческий процесс. Ее основа — "возникновение новшеств", опирающееся на неограниченные возможности перекомбинации генов при половом размножении. Новшества обеспечивают выживание некоторых особей в измененных или необычных условиях среды.

4. Эволюция — незапрограммированный процесс. Эта незапрограммированность обеспечивает нецеленаправленное развитие.

5. Эволюция — это стохастический процесс *(греч. стохазис — случайный),* род стратегической игры популяции со средой.

6. Преемственность. Каждое изменение обусловлено предшествующими изменениями и обуславливает те изменения, которые последуют за ними.

7. Эволюция - самосовершаюшийся процесс. Это результат взаимодействия множества факторов. Сами факторы эволюции также подвержены изменениям.

8. Эволюция - это процесс непрерывного возникновения адаптации, то есть эволюция — это адаптациогенез и адаптациоморфоз.

9. Эволюция - это самоуправляющийся процесс преобразования генофонда.

10. Эволюция — это процесс, в котором каждая филогенетическая ветвь, достигнув какой-то степени специализации, должна либо вымереть, либо попасть в тупик, либо избежать тупика путем обратного развития или деспециализации.

11. Эволюция — это движение органической материи и энергии в пространстве и времени.

1.2. Концепции эволюции

По Ч. Дарвину, эволюция — это непрерывный постепенный процесс. В настоящее время выделяют два типа волюции: градуалистическую и пунктуалистическую. Гра-дуалистическая эволюция — это дарвиновская, непрерывная и постепенная. Пунктуалистическая эволюция — это скачкообразная, импульсная. Авторы данной концепции — С. Гоулд и Н. Элдридж (1977). Они предполагают, что эволюция в типичных случаях идет не непрерывно, а скачками. Причем скачок сменяется длительными периодами равновесия, или стазиса. Полагают, что в период стазиса вид остается практически неизменным на протяжении ' КР—IO^{7} поколений с момента возникновения. Затем следует быстрое, в течение КР—IO^{4} поколений, преобразование предкового вида в новый.

В эволюции гоминид выделяют такие отчетливо различающиеся периоды: период существования австралопитеков (объем мозга 400 см^3), период габилисов (700 см^3), период прямоходящего человека (1000 см^3), период человека разумного (1400 см^3).

В то же время К. Дейвер (1929), изучая полиморфизм по окраске раковины у наземного моллюска цепей, показал, что соотношение полосатых и бесполосных раковин в популяциях этого моллюска сохраняется неизменным с плейстоцена.

По мнению академикаЛ. П. Татаринова, авторы концепции импульсной эволюции — концепции прерывистого равновесия - "излишне резко противопоставили свою пунктуалистическую точку зрения "дарвинову градуализму".

1.3. Монофилия

Монофилия *(греч. монос — один и филон — род, племя)* — это происхождение всего органического мира из единого корня. "Теорию общего происхождения" предложил Ч. Дарвин. В своем произведении он писал: "На основании принципа естественного отбора, сопровождаемого расхождением

признаков, не представляется невероятным, что от какой-нибудь низко организованной и промежуточной формы могли развиться как животные, так и растения; а если мы допустим это, мы должны допустить, что и все органические существа, когда-либо жившие на Земле, могут происходить от одной первобытной формы" (1937, 721).

До недавнего времени для доказательства монофилии использовались, в основном, гомологии. В настоящее время массу доказательств одного источника происхождения всего живого дают биохимия и молекулярная биология. Выяснилось, что основные — "заглавные" — процессы жизни унифицированы:

1. Основа наследственности всего живого — нуклеиновые кислоты.

2. Репликация осуществляется с помощью одних и тех же ферментов.

3. Генетический код универсален: он един и для человека, и для вирусов.

4. Для живых существ характерна транскрипция.

5. Репликация ДНК конвариантна: как правило, при достаточной длине нуклеотидной последовательности дочерние последовательности оказываются мутантными.

6. В состав белков входят одни и те же 20-26 аминокислот.

7. Все аминокислоты левовращающие, а сахара — правоврашающие.

8. Транспортные РНК одни и те же.

9. ДНК разных существ можно гибридизировать, денатурировать, ренатурировать. Денатурация — это процесс разъединения комплементарных цепей ДНК. Двойную цепь в спирали ДНК, образованную водородными связями, можно разрушить нагреванием. Этот процесс называют плавлением. Ренатурация ДНК — это соединение одиночных цепей ДНК, восстановление двойной спирали. Гибридизация ДНК — это ренатурация ДНК, взятых из различных организмов. ДНК гибридизируется путем спаривания азотистых оснований. Способность к гибридизации двух нитей ДНК различных организмов служит строгим тестом на комплементарность их последовательностей. Вероятность конвергентного возникновения одинаковых нуклеотидных последовательностей для отрезка в 50 пар нуклеотидов равна Ю$^{-50}$ То есть такая последовательность нуклеотидов может появиться в процессе эволюции только один раз.

10. Родопсин есть в зрительных клетках млекопитающих и в клеточной оболочке бактерий.

11. Тироксин и трийодтиронин (гормоны щитовидной железы человека) обнаружены у цианобактерий.

12. Гликолиз есть в клетках бактерий и в клетках человека.

13. АТФ синтезируется у всех живых организмов.

14. Трипсин и пепсин есть у животных и у росянки.

15. Гемоглобин есть у немертин, пиявок, дождевых червей, катушки (моллюск), мотыля (личинка насекомого), бактерии ризобиум, инфузорий.

16. В последовательности цитохрома С у бактерий и эукариот имеются гомологии. Цитохром С — небольшой белок. В нем насчитывается 112

аминокислот. Между молекулами цитохрома С человека и собаки 11 несовпадений, человека и курицы — 13, человека и бабочки — 31, человека и нейроспоры — 51 несовпадение по аминокислотным остаткам.

17. Инсулин обнаружен у кишечной палочки, у инфузорий и у насекомых.

Академик А. Л. Тахтаджян считает, что сравнительные исследования первичной структуры бел ков дают объективные критерии истинной степени родства, ценную информацию для эволюционной классификации.

Имеются и цитологические доказательства монофилии.

1. Синтез полипептидов происходит в рибосомах. У эукариот рибосомы одинаковые.

2. Микротрубочки обнаружены в жгутах, ресничках, центриолях всех эукариот.

3. Реснички и жгутики эукариот имеют структуру 9 + 2.

4. Мейоз сходен у диплоидных эукариот.

5. У эукариот сходен механизм митоза.

6. Процесс оплодотворения сходен у д и плоидных эукариот.

7. Эукариоты имеют сходное строение хромосом. Хромосомы имеют хромосомные белки гистоны. Молекулы

255

гистона IV крупного рогатого скота и гороха имеют одинаковое число аминокислотных остатков и различаются только двумя заменами.

Эмбриологические доказательства монофилии:

1. Сходство в дроблении яйца (зиготы) многоклеточных.

2. Сходство гистогенеза многоклеточных.

3. Сходство органогенеза многоклеточных.

4. Сходство ранних стадий эмбрионов у позвоночных животных.

1.4. Полифилия

Полифилия *(греч. полис — много и филон — племя)* — это развитие органического мира из нескольких корней. Для эволюционизма существенен принцип происхождения всего живого от одного корня. Менее важной проблемой представляется монофилия таксонов, так как таксоны устанавливаются человеком. С другой стороны, часто говорится о полифилии "диагностических признаков" (Майр, 1971).

По мнению академика И. И. Шмальгаузена, полифилия есть выражение несовершенства классификации организмов. Так, старый тип Черви вначале был разделен на плоские, круглые, кольчатые и др. Гетерогенность типа круглые черви была давно очевидна, и в настоящее время он разделен на такие: Нсмательминтес, Ротатифера, Акантоцефала, Цефалоринха. Долгое время существовал тип Кишечнополостные. Еще И. И. Мечников отметил, что у нестрекающих кишечнополостных (гребневиков) есть зачатки третьего зародышевого слоя — мезодермы. Были выявлены и другие отличия в строении и жизненном цикле. Сейчас этот "нолифилетический" тип разделен на два —

книдарии (стрекающие кишечнополостные) и гребневики.

Сторонники подифилии не отличают сходство и родство, это и приводит к созданию полифилетических группировок. Однако сходство и родство не одно и то же: родство отражает помимо сходства общность происхождения. Поэтому нельзя объединять слонов, носорогов и бегемотов только на основании размера тела и толстой кожи в один отряд толстокожих, который существовал в XVIII веке.

1.5. Эволюция и систематика

Систематика — это наука о разнообразии организмов. Она изучает организмы для того, чтобы описать их. *Таксономия* разрабатывает теоретические основы классификации организмов. Термин классификация имеет два смысла. Во-первых, *классификация* — это процесс разделения совокупности организмов на основе сходства и родства на таксоны. Во-вторых, *классификация* — это результат деятельности таксономиста в виде классификации какой-либо группы организмов. Например, классификация человека разумного, которая дана в главе "Антропогенез". Имеется классификация пчел, приматов, хордовых и т. д. Раньше было модно употребление словосочетания "система хордовых" и т. д. Поэтому часто идет обсуждение искусственной и естественной систем.

Естественная система — это классификация организмов по происхождению (родству) и комплексу признаков. По Дарвину, "естественная система — не что иное, как родословное распределение существ". То есть естественная система - это классификация, которая соответствует естественному порядку, эволюции. В разработке естественной системы животных принимали участие: Аристотель (четвероногие, птицы, рептилии, рыбы, моллюски - это аристотелевские термины), Ламарк (позвоночные - рыбы, рептилии, птицы, млекопитающие и беспозвоночные — инфузории, полипы, лучистые, черви, насекомые, паукообразные, кольчатые, моллюски, усоногие, ракообразные).

Искусственная система — это классификация организмов по одному или немногим признакам, причем используются произвольные признаки. "Непревзойденную в своей изящности систему растительного царства" (слова К. А. Тимирязева) создал К. Линней. В ее основу он положил число, величину и расположение тычинок и пестиков цветка, а также признак однодомность-двудомность. В результате этого морковь оказалась вместе со смородиной в одном таксоне, т. к. и та и другая имеют по 5 тычинок. Камыш оказался вместе с барбарисом. В один отряд попали курица и страус, в другой - слон и морж. Но сам Линней считал искусственную систему временным созданием, неизбежным вследствие недостаточности наших знаний:

"Искусственная система служит лишь до той поры, пока не найдена естественная". "Искусственная система позволяет нам лишь распознать растения, вторая откроет нам их подлинную природу Я не могу дать основания

для своих естественных порядков, но те, что придут после меня, найдут эти основания и убедятся, что я был прав".

Глава 2. Формы эволюции

2.1. Филетическая эволюция

Это эволюция, при которой один вид трансформируется с течением времени в другой — единственный вид-потомок (смотри: "Филетическое видообразование").

2.2. Дивергентная эволюция

Это форма эволюции, при которой развиваются отличительные признаки у организмов, которые происходят от одного предка (смотри: Дивергенция в главе "Дарвинизм").

Дивергенция у ивового листоеда. У ивового листоеда имеется две биологические — точнее, экологические формы: собственно ивовая и березовая. Они почти не различаются морфологически, но питаются листьями разных древесных пород: одна — листьями ивы, другая — листьями березы. Это экологическая дивергенция. Она свела до минимума конкуренцию по пище. По-разному относятся эти экологические расы к температурному режиму: у них неодинаковые температурные оптимумы и разная толерантность к неблагоприятным термическим условиям. Расы плохо скрещиваются даже в эксперименте.

Дивергенция у медведей. В раннем плейстоцене, около 2,5 млн. лет назад, существовал древний европейский медведь. Во бремя миндельского оледенения (600—300 тыс. лет назад) произошел разрыв общего ареала. Возникла западная и восточная популяции. Западная популяция со временем превратилась в пещерного травоядного медведя. В межледниковый период восточный медведь расселился в тундре, до берегов арктического бассейна. Затем наступило вюрм-ское оледенение (около 70 тыс. лет назад). И снова произошел разрыв единой восточной популяции. Одни медведи остались у моря, другие откочевали на юг вместе с отступающими лесами. В течение длительного периода в этих популяциях шел разнонаправленный природный отбор. Под его влиянием, а также влиянием других факторов эволюции в конце ледникового периода появился белый медведь.

2.3. Адаптивная радиация

Это форма дивергентной эволюции, при которой из одной предковой формы возникает много разнообразных форм, занимающих различные места в "экономике природы". Этот термин предложил в 1905 г. Г. Ф. Осборн. Синонимами этого термина являются аллогенез, алломорфоз, идиоадаптация,

кладогенез. В результате адаптивной радиации воробьиных появились скворцы, жаворонки, трясогузки, славки, синицы, пищухи. Когда какому-либо виду удается обосноваться на новой территории или в новом местообитании, у него появляется возможность экологической дифференциации: на новой территории популяции вселившегося вида будут дивергировать до тех пор, пока конкуренция между ними не сведется к минимуму или не прекратится вовсе. При этом первоначальный таксон может дать начало ряду дочерних видов, приспособленных к различным нишам и адаптивным зонам.

Дарвиновы вьюрки на Галапагосских островах. Вьюрки — это род в семействе вьюрковых (певчие воробьиные). К вьюркам относятся зяблики. К семейству вьюрковых относятся чижи, чечетки, щеглы, клесты, зеленушки, чечевицы, шуры, коноплянки, снегири. Вьюрковые в результате адаптивной радиации заселили все зоны — от кустарниковой тундры до альпийских гор и пустынь.

Обитают вьюрки и на Галапагосских островах. Предполагается, что около 1 млн. лет назад группа особей-основателей преодолела морское пространство, отделяющее острова от материка. Началась колонизация Галапагосс. Вследствие конкуренции за пищу и жизненное пространство вьюрки начали расселяться по островам. Они освоили все местообитания. Началась специализация по экологическим нишам. Одни вьюрки, как синицы, начали питаться насекомыми, другие, как дятлы, стали долбить кактусы, третьи заняли нишу славковых. В итоге, сейчас на Галапагосских островах обитает 13 эндемичных видов вьюрков. Эти виды объединяют в 3 родовые группы: земляные, древесные и славковые. Земляные вьюрки (6 видов) гнездятся в засушливой зоне и кормятся на открытых местах. Шесть древесных видов гнездятся во влажной зоне и кормятся на деревьях. Один вид славковых вьюрков занимает различные местообитания — от засушливых до влажных. Основной признак, по которому хорошо различаются все виды дарви новых вьюрков, — строение клюва. Все виды галапагосских вьюрков не скрещиваются между собой. На небольших островах образовались подвиды вьюрков.

Адаптивная радиация имеет большое значение потому, что она ведет к увеличению разнообразия экологических форм, к захвату новых экологических ниш, к захвату новых экосистем, увеличению разнообразия жизненных форм, к увеличению количества подвидов, видов, родов, семейств, отрядов.

Глава 3. Тенденции эволюции

В биологии слишком вольно пользуются термином "закон". Некоторые авторы выделяют около двух десятков "законов". Но в биологии истинных законов очень мало. Дарвин считал, что "закон —доказанная последовательность явлений". *Закон* — это необходимое, существенное, устойчивое, повторяющееся отношение между явлениями в природе. Закон выражает связь между предметами, составными элементами данного предмета, а также свойствами внутри объекта. Закон есть сущность взаимосвязи явлений, выражаемая словесной или символической формулой. Биология еще не достигла такого уровня, когда законы описывались бы математическими уравнениями. Большинство законов в биологии не выведены, а придуманы для описания известных фактов. Поэтому "законы" биологии лучше называть тенденциями или правилами.

3.1. Тенденции биологической эволюции

1. "Закон постепенного образования всего сущего" (Рулье, 1852).
2. "Закон увеличения разнообразия организмов" (Рулье, 1852). В кембрии было 50-100 семейств, сейчас — 900. 2250 семейств вымерло.
3. Тенденция увеличения размеров организмов в процессе эволюции. Клетки прокариот в 10^3—10^6 раз мельче клеток эукариот. Амеба — 1 клетка, мелкая нематода — 560 клеток (по Шенбергу), коловратка — 10^3, человек — 10^{14} клеток.
4. Тенденция увеличения разнообразия органических веществ, входящих в состав организмов. Бактерии имеют около 3×10^3 различных белков, человек — около 5×10^6.

3.2. Правило адаптивной радиации (Г. Ф. Осборн, 1902)

Филогенез любой группы сопровождается разделением группы на ряд отдельных филогенетических стволов, которые расходятся в разных адаптивных направлениях от некоего исходного состояния.

3.3. Правило прогрессирующей специализации (Ш. Депере, 1876)

Группа, вступившая на путь специализации, как правило, в дальнейшем развитии будет идти по пути все более глубокой специализации.

Специализация *(лат. спецчалис — особенный)* — это явление эволюционного процесса, при котором происходит формирование узких морфологических и физиологических приспособлений отдельными видами организмов к относительно постоянным природным условиям. Различают специализацию целого организма (хамелеон, дятел, крот) и специализацию органов (конечности лошади, летучей мыши, ластоногих).

И. И. Шмальгаузен выделил такие виды специализации: телогенез, гипергенез, гипогенез. **Телогенез** *(греч. телос — конец и генезис — происхождение, возникновение)* — это теломорфоз *(греч. морфе - вид, форма),* направление эволюции в сторону узкой специализации. При телогенезе у организмов вырабатываются приспособления к существованию в узкой адаптивной зоне. Телогенезы — это узкоспециализированные частные приспособления. Например, организация эндопаразитических червей. Как только среда меняется — телогенные организмы вымирают. Трудно представить, сколько паразитов с телогенной организацией исчезло с исчезновением динозавров и других рептилий в конце мела. Хамелеоны способны жить только на тонких ветвях деревьев тропических и субтропических лесов. Ленивцы нежизнеспособны вне дерева. Глубоководные рыбы нежизнеспособны в верхних слоях океана**. Гипергенез** *(греч. гипер — над, сверх)* — это гиперморфоз, гипертрофированное развитие отдельных органов или всего организма в процессе эволюции. Гиперморфное развитие тела у слонов, динозавров. Гиперморфное развитие рогов у вымершего гигантского оленя, клыков - у саблезубого тигра, кожных окостенений - у вымерших рептилий, клешней — у крабов. Гипертрофированное развитие органов — это крайняя степень приспособления к ограниченным условиям существования. Быстрое изменение природных условий может привести к вымиранию. **Гипогенез** *(греч. гипо — под, ниже)* — это гипоморфоз, общее недоразвитие организмов, сокращение индивидуального развития за счет выпадения заключительных етапов онтогенеза. Гипогенез имеет место у тех организмов, у которых наблюдается переход в жизненном цикле в другую среду. При гипогенезе недоразвитый организм может размножаться в личиночном состоянии. Например, сирены-амфибии не выходят на сушу, имеют постоянные жабры, недоразвитые глаза, редуцированное число пальцев.

3.4. "Закон" происхождения крупных таксонов от малоспециализированных предков

Этот закон сформулирован Э. Копом в 1904 г. Иллюстрацией этого закона служит происхождение млекопитающих от примитивных зверорептилий, голосеменных от примитивных палеозойских семенных папоротников. Красилов (1977) и Северцов (1984) обратили внимание на то, что правило неспециализированного предка противоречит принципу гетеробатмии. Гиляров, Татаринов, Северцов, Красилов обосновали факт возникновения больших таксонов от специализированных предков. Так, переход позвоночных к наземной жизни начали узкоспециализированные кистеперые рыбы. Эти пресноводные рыбы известны с раннего девона, были многочисленны в карбоне и вымерли в мелу. Среди них важную группу составляли рипидистии. Они известны из девона. Рипидистии имели парные плавники в виде мясистых лопастей. Это были обитатели мелких водоемов. С помощью лопастей они передвигались из одного водоема в другой. Причиной миграции служило то, что пресноводные водоемы часто мелели, загнивающая в них вода была бедна

кислородом. Рипидистии поднимались к поверхности воды и заглатывали воздух, который попадал в плавательный пузырь. Со временем плавательный пузырь начал функционировать как орган дыхания.

И в эволюции человека, вероятно, имела место смена телогенеза арогенезом. Предки человека были приспособлены к древесному образу жизни. Это были брахиаторы, питающиеся растительной пищей. По образу жизни, по способу движения, по питанию предки человека были специализированными животными. Переход к обитанию на земле привел к мультифункциональности руки. А развитие руки привело к гиперразвитию коры головного мозга.

3.5. Правило гетеробатмии

Темп эволюции органов и целых систем органов неодинаковый. Это ведет к разному эволюционному уровню развития различных частей организма. Согласно правилу гетеробатмии или мозаичности организации примитивные группы характеризуются сочетанием примитивных и эволюционно продвинутых признаков. В. О. Ковалевский на примере лошадиных показал еще в 1873 г. неравномерность эволюционных изменений различных органов и их систем. Палеонтолог Г. Осборн сформулировал в 1909 г. принцип независимой эволюции отдельных признаков: различные признаки организма связаны с разными адаптациями и изменяются в ходе эволюции в значительной степени независимо друг от друга. Так, в филогенезе лошадей наблюдалось усиление среднего пальца, редукция боковых пальцев, изменение строения зубов.

Вследствие гетеробатмии одни органы развиваются быстро, другие — медленно, третьи остаются неизменными. Например, магнолиевые имеют примитивный цветок и продвинутую проводящую систему.

У примитивных животных наиболее высокие скорости эволюции имеет половая система. У высших животных наибольшие темпы эволюции имеют нервная, двигательная и транспортная системы. Принцип гетеробатмии Тахтаджяна (1959) и принцип компенсации функций Воронцова (1961) относятся к явлению, которое описал Осборн.

3.6. Правило усиления интеграции биологических систем

Это правило сформулировано И. И. Шмальгаузеном в 1961 г. Согласно этому правилу биологические системы в процессе эволюции становятся все более интегрированными, со все более развитыми регуляторными механизмами, обеспечивающими такую интеграцию.

3.7. Закон неравномерности эволюции

Это закон неравномерного филогенетического развития, согласно которому эволюция различных таксонов происходит с различной скоростью. Представление о неравномерности темпов эволюции первым сформулировал Ч. Дарвин. Скорость эволюционных изменений, согласно Дарвину, зависит от темпов изменения среды обитания, от высоты организации организмов и от характера биотических связей эволюирующей группы. Гексли (современник и пропагандист учения Дарвина) ввел понятие о персистентных группах.

Персистентные организмы *(лат. персистенс — отстающий)* - это дарвиновские "живые ископаемые", это филогенетические реликты, консервативные формы, организмы, существующие с давних геологических эр и периодов и переходящие из одной геологической эпохи в другую без существенных изменений. Моллюск неопилина существует (если судить по раковине) с девона. Плеченогое лингула существует около 400 млн. лет с ордовика. Головоногий моллюск наутилус - с перми. Мечехвост (хелицеровое членистоногое) — с триаса. Гинкго существует около 240, а рептилия гаттерия - около 230 млн. лет. Магнолия существует не изменяясь около 80 млн. лет.

Причины неравномерности эволюции не очевидны. Спустя столетие после Дарвина, Дж. Г. Симпсон писал, что среди рептилий и млекопитающих процент отрядов, возникших в периоды интенсивных поднятий и орогенеза, слишком высок, чтобы его можно было бы приписать случайности. Шмальгаузен подчеркнул в 1946 г., что трудно себе представить более решительное преобразование населения Земли, чем та удивительная пертрубация, которая произошла в начале кайнозоя, внешним толчком к которой послужили, очевидно, интенсивные горообразовательные процессы. С этим были связаны изменения в климате всех континентов. В. А. Красилов также отмечал приуроченность эволюционных рубежей к тектоническим и климатическим перестройкам. Действия геологических процессов были исходными: они вызывали изменения абиотических и биотических факторов, которые воздействовали на эволюирующие группы.

Скорость эволюции — это количество эволюционных изменений за единицу времени. Чаще всего скорость эволюции измеряется числом таксонов (видов, родов, семейств), которые появлялись за единицу времени, например, за 1 миллион лет. Дарвин писал, что скорость изменения видов у млекопитающих и рыб выше, чем у моллюсков. Действительно, млекопитающие в палеогене

(70— 60 млн. лет назад) были представлены совсем иными, чем ныне, родами, семействами и многими вымершими отрядами. Насекомые палеогена, в подавляющем большинстве, принадлежат к современным семействам и даже к ныне существующим родам. У аммонитов (вымерших головоногих моллюсков) за 1 млн. лет возникало 0,15 новых родов, у лошадей — 0,13, у слонов — 0,88.

По признаку скорости эволюции выделяют горотелическую, брадителическую и тахителическую эволюции.

Горотелия *(греч. гора — время, длительность и телос — завершение)* — средний, обычный темп эволюционного процесса. Горотелическая эволюция характерна для хищных млекопитающих и брюхоногих моллюсков. Горотелически эволюировали амфибии в карбоне, рептилии — в перми.

Тахителия *(греч. тахис — быстрый и телос — завершение)* — быстрый темп эволюции группы организмов. Тахителическая эволюция была характерна для слонов: в течение 40 млн. лет кайнозойской эры они образовали 6 семейств (35 родов). У млекопитающих в течение 30 млн. лет кайнозоя в результате адаптивной радиации возникло 100 семейств.

Брадителия *(греч. брадос — медленный и телос — завершение)* — медленная эволюция. Брадителическая эволюция характерна для тех форм, которые Ч. Дарвин называл "живыми ископаемыми", а Т. Гексли — "персистент-ными формами". Брадителия характерна для мамонтового дерева, щитня, гаттерии, неопилины, гинкго, наутилуса.

Скорость эволюции группы — не постоянная величина: у 6-лучевых кораллов в триасе она равнялась 0,3, в юре — 0,4, в палеогене - 0,22.

3.8. Правило смены фаз в эволюции отдельных филогенетических ветвей

Это правило есть следствие дарвиновской закономерности о неравномерности эволюции. Правило смены фаз установил А. Н. Северцов. Оно гласит: в филогенезе имеет место чередование периодов быстрой эволюции с периодами медленной эволюции. Быстрая эволюция — это эволюция (по Северцову) путем ароморфоза, а медленная — путем идиоадаптаций. "Под именем ароморфоза мы объединяем такие изменения организации и функций животных, которые, имея общее значение, поднимают энергию жизнедеятельности организма", — писал А; Н. Северцов. "Что такое энергия жизнедеятельности?" — вопрошает Б. М. Медников. "Никто, кажется, не истолковал этого термина и не предлагал способа ее измерить" — продолжает он (1975, 133). Внук А. Н. Северцова, А. С. Северцов, дает такую интерпретацию дедовского определения: "Ароморфоз, или морфофизиологический прогресс, т. е. повышение уровня организации в общепринятом смысле этого слова" (1981, 262). Жизнедеятельность — это совокупность процессов, протекающих в живом организме. Уточняя понятие ароморфоза, А. Н. Северцов писал: "Всякая интенсификация функций органов кровообразования, дыхания и питания является ароморфозом". А. Н. Северцов

привел такие примеры ароморфозов:

развитие перегородки в предсердии, пятипалая конечность, развитие грудного и брюшного поясов конечностей, образование крестца, развитие из плавательного пузыря легкого, развитие перегородки в желудочке сердца, развитие подвижной шеи. Естественно, что такая неопределенность понятия и макромутационность примеров не устраивала биологов. Н. В. Тимофеев-Ресовский и др. считают, что ароморфоз — развитие с выходом в другую адаптивную зону благодаря приобретению группой каких-то принципиально новых приспособлений. А. С. Северцов пишет, "что ароморфоз возникает как приспособление к нестабильным условиям среды, перекрывающим весь диапазон колебаний данного фактора... Изначально ароморфозы формируются как частные адаптации к конкретным условиям адаптивной зоны, в которой протекает эволюция исходной группы" (1981, 265). Б. М. Медников пишет: "Понятие ароморфоза несколько условно, и то, что для одной группы ароморфоз, для другой - им не является. Для млекопитающих ароморфозом (или, как теперь предпочитают говорить, арогенезом) были теплокровность, развитие центральной нервной системы, живородность и вскармливание потомства молоком, для насекомых — твердый хитиновый покров, предохраняющий от высыхания, и способность к полету. Ясно, что понятие ароморфоз несколько условно".

По теории Северцова, после ароморфоза следуют идиоадаптации. Идиоадаптации — "частные приспособления" (А. Н. Северцов). Это изменения в строении на предковом уровне организации. Это адаптации к конкретным условиям существования. Вследствие идиоадаптации возникает большое количество близких форм. Фактически это форма дивергентной эволюции (адаптивная радиация), при которой из одного предкового таксона возникает много разнообразных форм, которые занимают разные экологические ниши. Так, воробьиные путем приспособления к различным условиям жизни дали скворцов, иволг, жаворонков, славок, пищух, синиц. Черепахи имеют довольно "стандартное" строение. Но благодаря некоторым приспособлениям они освоили сушу, морские и пресные воды. Среди морских черепах есть береговые и обитатели открытых пространств. В Африке разные виды антилоп приспособились к условиям саванны, степи, пустыни. Змеи произошли от общего корня с ящерицами в течение мелового периода. Ныне они образовали богатую формами группу с очень широким географическим распространением. Но они по своей организации мало отличаются от ящериц.

Согласно А. Н. Северцову каждая крупная естественная группа начинает свое существование ароморфозами, которые обеспечивают захват новых адаптивных зон (часть биосферы со специфическим комплексом экологических условий). Новая высота организации позволяет группе организмов экологически дифференцироваться и иррадиировать в различные местообитания — происходит адаптивная радиация.

3.9. Правило необратимости эволюции (закон Долло)

Положение о необратимости эволюции было впервые сформулировано Дарвином: "Вид, раз исчезнувший, никогда не может появиться снова, если бы даже снова повторились совершенно тождественные условия жизни — органические и неорганические" (1939, 54). А. Р. Уоллес также, независимо от Дарвина, пришел к выводу о необратимости эволюции. Л. Долло в 1893 г. так сформулировал закон о необратимости эволюции: "Организм ни целиком, ни даже отчасти не может вернуться к состоянию, уже осуществленному в ряду его предков". Действительно, организмы, переходя в прежнюю среду обитания, не возвращаются полностью к предковому состоянию. Ихтиозавры (рептилии) приспособились к обитанию в воде. При этом их организация осталась типично рептильной. То же самое и крокодилы. Млекопитающие, обитающие в воде (киты, дельфины, моржи, тюлени), сохранили все особенности, характерные для этого класса животных.

Глава 4. Вымирание

4.1. Вымирание как естественный этап эволюции

Вымирание — исчезновение видов, родов, семейств, рядов, классов, типов, целых фаун и флор из биосферы. Предполагается, что на Земле за весь период ее существования возникло 5—6 миллиардов видов. Большинство из них вымерло, т. к. сейчас насчитывают 2—3 миллиона. Около 2250 семейств исчезло полностью, не оставив потомков среди современных форм.

Ч. Дарвин уделял внимание вымиранию и сделал такие заключения. "Вымирание видов и целых групп видов, сыгравшее такую выдающуюся роль в истории органического мира, есть почти неизбежным следствием природного отбора, так как старые формы замешаются новыми и усовершенствованными" (1937, 707). В.А.Догель считал, что "старение, сопровождающееся чрезмерной специализацией, приводит к полному вымиранию целых семейств". Е. С. Смирнов утверждал: реальный таксон - это реально существующая единица, ведущая себя как одно целое. Раз так, то таксон должен рождаться, развиваться, стареть, а израсходовав жизненную потенцию — гибнуть.

Старение вида — это утрата способности к быстрой адаптации (морфологическому и физиологическому изменению). Приспособления перестают соответствовать изменениям в среде обитания. Таксоны становятся все более стенобионтными. В итоге таксон заходит в тупик, из которого один выход - вымирание. К тому же постоянно или косвенно влияют новые таксоны, появившиеся и развившиеся в новых условиях.

Еще К. Ф. Рулье считал, что "иногда физические условия изменяются так сильно или так быстро, что жизнь известного вида животного вовсе прерывается". "Вымирание есть следствие недостаточных темпов эволюции специализированного организма, отстающего в своих изменениях от изменений условий существования" (Тахтаджян). Секвойя вымирает. Причина этого не только четвертичное оледенение, резко сузившее ареал этого вида, но и злаки: злаковые образуют дерн, который не дает возможности семенам этого юрского дерева попадать в почву и прорастать. Вымирание как естественный этап эволюции определяется теми же эволюционными факторами, что и эволюционный процесс. Вымирание вида вовсе не обязательно должно проходить одновременно. Вымирание вида может происходить путем уменьшения рождаемости, увеличения смертности, уменьшения численности, уменьшения ареала, усиления гомозиготизации особей, уменьшения гетерозиготности генофонда популяции и ее приспособляемости. В качестве причины вымирания таксонов могут выступать самые разные события: колебание уровня океана, реверсии магнитного полюса (в конце палеозоя и в конце мезозоя реверсии были наиболее частые), движение материков, горообразовательные процессы, экологическая конкуренция. Массовое вымирание может быть следствием колебания вулканической активности. После вулканических извержений взрывного характера на всем земном шаре, из-за уменьшения прозрачности атмосферы, происходит снижение температуры нижнего слоя в среднем

на 5° С.

4.2. Вымирание в фанерозое

На границе кембрия-ордовика (около 500 млн. лет назад) вымерло более 50% существовавших тогда семейств животных. На границе ордовика-силура (около 440 млн. лет назад) вымерло около 20 % семейств животных. Массовые вымирания организмов отмечены и в конце силура — около 400 млн. лет назад. Тогда исчезло большинство трилобитов, наутилоидей, цистоидей (иглокожих). На границе перми и триаса (около 225 млн. лет назад) вымерло большинство плауновидных, хвощевидных, плеченогих. Полностью вымерли лепидодендроны, каламиты, семенные папоротники, трилобиты, ругозы, гигантские водяные скорпионы - эвриптериды, плакодермы. Вымерло около 50% существовавших тогда семейств. Тогда же погибло около 75 % семейств амфибий и более 80 % семейств рептилий. В пермско-триасский период уменьшилось количество кислорода — оно составляло 1/3 современного количества. Тогда же резко упал уровень океана (регрессия). В конце палеозойской эры происходил мощный герцинский тектогенез. Он привел к возникновению герцинской складчатости — гор Европы, Урала, Тянь-Шаня, Алтая. В это время произошло резкое изменение физико-географической обстановки на Земле, что не могло не отразиться на органическом мире.

События в конце пермского периода и в начале триаса привели к обновлению органического мира. Изменения внешних условий вызвали смену растительности. Изменились травоядные животные, а затем и хищники.

На границе триас-юра исчезло 35 % семейств. В середине мела произошло разъединение материков. Атлантический океан приобрел в южной и центральной частях современное очертание. Гондвана распалась на Южную Америку, Африку, Индию, Мадагаскар, Антарктиду с Австралией. Это дробление Гондваны полностью изменило направление океанических течений, и климат Земли стал более "морским" и стабильным.

В конце мела произошло грандиозное вымирание. Предполагают, что вымерло около 3/4 ранее существовавших видов животных. Вымерла значительная часть видов морского планктона, три из четырех семейств фораминифер (скопление их раковин дало мощные отложения мела и название периода), большинство семейств двустворчатых моллюсков, многие плеченогие, многие головоногие (аммониты, белемниты), 30 родов костистых рыб (из 38), 5 из 10 отрядов рептилий (полностью вымерли ящеротазые динозавры, птицетазые динозавры, птерозавры, ихтиозавры, плезиозавры, мезозавры, многие черепахи, ящерицы, змеи, крокодилы). Всего вымерло 30 % семейств рептилий.

Массовые вымирания групп высших растений, как правило, не совпадают с вымиранием животных. Два крупных изменения наземной флоры предшествовали значительным изменениям наземных фаун. В эволюционной истории высших растений можно выделить три основные флоры: палеозойская флора споровых растений, мезозойская флора голосеменных и кайнозойская

флора покрытосеменных. Переходы между ними не совпадают с границами геологических эр, а предшествуют им примерно на половину геологического периода: флора голосеменных стала господствующей в поздней перми, а флора покрытосеменных — в позднемеловой период.

4.3. Вымирание динозавров

Первые динозавры *(греч. динос — ужасный и заурос — ящер)* появились в триасе, около 230 млн. лет назад. Они не были гигантами. Это были мелкие организмы, не крупнее цыплят. Ходили они на двух задних конечностях, т. е. они были двуногими. В течение 155 млн. лет, с позднего триаса до позднего мела, динозавры дивергировали, развились и стали полными хозяевами суши. В конце мела динозавры полностью вымерли. Дж. Г. Симпсон дает такое описание этой трагедии ужасных хищников: "Самое загадочное событие в истории жизни на Земле — это переход от мезозоя, века рептилий, к веку млекопитающих. Впечатление такое, словно во время спектакля, в котором все главные роли играли рептилии и в частности толпы разнообразных динозавров, занавес на мгновение упал и тотчас взвился вновь, открыв те же декорации, но совершенно новых актеров: ни одного динозавра, прочие рептилии на заднем плане, в качестве статистов. А в главных ролях — млекопитающие, о которых в предыдущих действиях речи почти не было". Л. П. Татаринов пишет, что процесс вымирания динозавров "растянулся на несколько миллионов лет и завершился в разных регионах Земли в разное время".

Причины вымирания динозавров, по разным авторам, различны. Насчитывается около двух десятков гипотез. Вот главные из них:

1. Чрезмерная специализация динозавров.
2. Изменение фауны. С. В. Мейен отмечает, что мезозойская флора уступила место кайнозойской на полпериода раньше основной смены в животном мире.
3. Гиперморфоз: появление сверхтяжелых существ весом до 100 т. И если слону весом 4 т надо 400 кг растительной массы, то динозавру - во много раз больше.
4. Резкий скачок магнитного поля привел к смене полюсов местами.
5. Взрыв сверхновой звезды недалеко от Солнечной системы.
6. Лауреат Нобелевской премии Г. Юри считает, что на Землю упал астероид диаметром около 10 км. При ударе масса пыли поднялась в атмосферу. Атмосфера на многие годы оказалась малопрозрачной для солнечных лучей. Дефицит солнечной энергии вызвал вымирание на суше и в воде. Погибло около половины всех видов цветковых растений, много древних млекопитающих и рептилий.
7. Лауреат Нобелевской премии Л. Альварес тоже предполагает падение крупного астероида на Землю. Крупные астероиды имеют много иридия. В отложениях на границе мезозоя и кайнозоя иридия в 160 раз больше, чем в соседних слоях. Причем иридий найден на различных континентах и в донных

отложениях океанов. Это привело к вымиранию 45 % родов и 21 % семейств морских и наземных организмов.

4.4. Вымирание мамонтов

Мамонты вымерли в позднем плейстоцене, около 10 тыс. лет назад. Но и столь недавнее событие не имеет однозначного объяснения.

Предки мамонтов появились 5—6 млн. лет назад на Евразийском континенте и в Северной Америке. В процессе эволюции в условиях холода мамонты приобрели густую шерсть, мощный загривок (хранилище жира на случай бескормицы), укороченный хвост и укороченные уши (правило Аллена). По оценкам знатока мамонтов Н. К. Верещагина, на северо-востоке Азии обитало до 40 млн. мамонтов. В голоцене на приморские равнины стал наступать Северный ледовитый океан (трансгрессия). Возросла влажность, зимы стали многоснежными. Траву стало трудно добывать из-под снега. Все это привело к тому, что в течение 1—1,5 тыс. лет мамонты вымерли.

Есть предположение, что мамонтов погубило не потепление, а, наоборот, кратковременное резкое похолодание. Вероятно, резкие колебания климата в конце плейстоцена превысили пределы экологической пластичности мамонтов. Зимы позднего плейстоцена были суровые, а лето сопровождалось высокими паводками. Заболачивание обширных пространств было неблагоприятно для мамонтов. Академики. Г. Пидопличко считал, что причиной вымирания мамонтов было не столько изменение климата, сколько истребление его человеком.

Вероятно, все эти факторы и другие — неизвестные — имели место в процессе вымирания мамонтов.

Глава 5. Макроэволюция

5.1. Хронография

Ламарк считал, что возникновение таксонов высшего ранга есть следствие градаций. Он всегда связывал градацию с прогрессом — повышением уровня организации. Дарвин не разграничивал видовую и надвидовую эволюцию: "Малые различия, отличающие разновидности одного вида, постоянно стремятся разрастись до размеров больших различий между видами одного рода и даже до различий родового ранга" (1939, 365). Дарвин указывал, что все сказанное о происхождении видов можно распространить на роды, семейства и т. д. вплоть до классов.

Гийено в 1921 году предложил "тератологическую гипотезу", согласно которой в основе эволюции лежат мутации. "Слабые" мутации определяют формирование рас, разновидностей, подвидов. "Сильные" мутации лежат в основе возникновения новых видов, родов, отрядов.

В 1904г. Г. Де Фриз издал книгу "Виды и разновидности и их происхождение путем мутаций", в которой он утверждал, что виды произошли друг от друга не постепенно, а ступенчатым образом в результате мутаций. "Новый вид появляется сразу Он возникает из прежнего без какой-либо видимой подготовки, без переходов".

Шиндевольф (1936) высказался за скачкообразное — сальта ц ионное - преобразование организмов, приводящее к появлению новых крупных таксонов — отрядов, классов, типов.

Р. Гольдшмидт (1940) издал книгу "Материальные основы эволюции", вторая ее часть была озаглавлена "Макроэволюция". По Юльдшмидту, системные мутации ведут к радикальному преобразованию внутренней структуры хромосомы, а это, в свою очередь, полностью меняет онтогенез, физиологию, фенотип. Единственное генетическое изменение, произошедшее на ранних стадиях эмбриогенеза, может изменить гормон и этим замедлить, ускорить или изменить формообразовательные реакции, изменить индивидуальное развитие. Благодаря одноразовому преобразованию онтогенеза появляются единичные уроды — "обнадеживающие уроды". Единичные уроды не уничтожаются отбором и дают новую макроэволюционную ветвь.

Б. Ренш поддержал идею о микроэволюционных процессах и на надвидовом уровне в книге "Эволюция на надвидовом уровне" (1947).

В. И. Красовский и И. С. Шкловский (1957) высказали идею, сходную с таковой Шиндевольфа. Земля, двигаясь в Галактике вместе с Солнцем, периодически попадает в такие области межзвездного пространства, где вследствие вспышек сверхновых звезд плотность космических лучей на несколько порядков выше по сравнению с ее современной величиной. Эпохи жесткого облучения биосферы могли длиться несколько тысяч лет. Усиленная радиация вызывала увеличение частоты мутаций. Подсчитано, что сверхновые звезды, которые создают на поверхности Земли летальную для многих животных дозу облучения в 500 рентген, вспыхивают каждые 50 млн. лет, а

создающие облучение в 25 тыс. рентген — один раз в 600 млн. лет. Необходимо иметь в виду, что летальная доза облучения не одинаковая для всех организмов. Для млекопитающих она равна 250—600 рентген, для амебы — 100 тыс., для инфузории — 300 тыс. рентген.

В. А. Красилов (1969) считает основной причиной мак-роэволюционных явлений климатические циклы, приуроченные к фазам орогенеза.

В 1961 г. Ф. Жакоб и Ж. Моно разделили все гены организма на две группы — структурные и регуляторные, регулирующие работу структурных. И в 1969 г. Р. Бриттен и Э. Дэвидсон выдвинули идею, согласно которой мутации регуляторных генов ведут к макроэволюционным процессам. За микроэволюционные процессы ответственны только структурные гены.

С. М. Стенли в 1979г. издал книгу "Макроэволюция. Структура и процесс". В ней он указал на три источника макроэволюции: филогенетический дрейф (генетический дрейф), направленное видообразование (адаптационная направленность), отбор видов экологическими факторами. Эта простая, стройная, широкая концепция логично достроила теорию Ч. Дарвина на надвидовом уровне.

Макроэволюция - это эволюция на надвидовом уровне. Термины "микроэволюция" и "макроэволюция" были предложены Ю. А. Филипченко (1927— 29), хотя само разграничение двух этих категорий эволюционных процессов восходит к концепциям американского палеонтолога Э. Копа (1887). Все разнообразие взглядов по происхождению надвидовых таксонов сводят к трем группам концепций: сальтационной, редукционистской и системной.

5.2. Сальтационная концепция макроэволюции

Сальтационисты рассматривают микроэволюцию и макроэволюцию как качественно различные процессы, не имеющие между собой ничего общего. Новые крупные таксоны возникают посредством особых механизмов. Макроэволюция - результат крупных скачкообразных преобразований отдельных особей, происходящих посредством макромутаций (сальтаций), а также путем "горизонтального переноса" генетической информации от одного вида к другому. В результате скачкообразно возникают новые виды, резко отличающиеся от родительских форм. Они же дают начало новым надвидовым таксонам. Эта концепция опирается на прерывистость палеонтологической летописи — на отсутствие во многих случаях промежуточных форм. Наиболее давнее и уважаемое макроэволюционное учение на основе скачкообразных преобразований плана строения и организации — это учение А. Н. Северцова об ароморфозах. Оно хорошо иллюстрируется всем известной схемой соотношения ароморфоза и идиоадаптаций. Несмотря на давность идеи об ароморфной — скачкообразной — эволюции, ее механизм не выяснен до сих пор. Концепция сальтаций неубедительна. Во-первых, всякая целостная система есть не просто собранием определенных структурных элементов, но результатом их интеграции, т. е. объединения, при котором свойства системы

не равнозначны сумме свойств ее элементов. Поэтому организмы макромутанты часто нежизнеспособны из-за нарушений корреляции органов. Во-вторых, макромутанты мало приспособлены к среде. В-третьих, им трудно найти партнера.

5.3. Редукционистская концепция макроэволюции

Согласно этой концепции, макроэволюция не имеет никаких собственных механизмов и полностью сводится к микроэволюционным процессам. Дж. Симпсон: "Макроэволюция представляет собой лишь сумму длинной серии непрерывных изменений, которая таксономически может быть разбита на горизонтальные филетические подразделения любой величины, включая подвиды". Макроэволюция есть интегрированное выражение микроэволюционных процессов. Возникновение высших категорий — не что иное, как экстраполяция процессов видообразования. По мнению редукционистов, накапливаясь, микроэволюционные процессы получают внешнее выражение в макроэволюционных явлениях. Макроэволюция представляет собой обобщенную картину эволюционных изменений, наблюдаемую в широкой исторической перспективе. Логично, по мнению редукционистов, применять термин "макроэволюция" к процессам внезапного видообразования (полиплоидное, гибридное), в результате которых сразу возникают организмы нового таксона. Э. Майр обоснованно утверждает, что "макрогенез — внезапное возникновение новых видов, новых высших таксонов и новых типов — есть логическое следствие типологической интерпретации таксонов, т. к. сторонники макрогенеза считают особь реальной единицей эволюции" (1974, 280). Возражения против макрогенеза столь многочисленны (по мнению редукционистов), а данные в его пользу столь скудны, что поддерживать гипотезу скачкообразной эволюции противоречит научному принципу экономии мышления.

5.4. Системная концепция макроэволюции

По этой концепции макроэволюционные преобразования складываются из микроэволюционных изменений, но не сводятся к простой сумме последних.

І. П. Аносов, Л. Я. Кулініич

Основи еволюційної теорії

Навчальний посібник

Редактор Наталя Кононочук
Коректор Оксана Моргуненко
Дизайн книги, верстка Андрія Бодрова

Аносов І. П., Кулініич Л. Я.
А69 Основи еволюційної теорії: Навч. посібник. - К., Твім інтер, 1999. - 288 с.
ISBN 966-7430-02-2

Навчальний посібник містить сучасний виклад еволюційної теорії - сучасного дарвінізму Детально розглядаються докази еволюції, філогенія органічного світу, антропогенез, вчення Ламарка, вчення Дарвіна, синтетична теорія еволюції, вид і видоутворення. Матсріали викладено в контексті історії проблеми. Посібник призначається для вищих навчальних закладів - студентів біологічних cпеuіальностей унівсрситетів, педагогічних інститутів, аспірантів, а також учителів бiологiї і всіх, хто цікавиться загальними питаннями біології та еволюції. Посібник може бути використаний для читання курсу "Історія біології".

ББК 28.02я73

Підписано до друку з оригінал-макета 17.09.99.
Формат 84x108 1/32. Папір офсетний.
Друк офсетний. Ум. друк. арк. 9,0.
Обл.-вид. арк. 12,5. Зам. № 101.

ЛТД "Твім інтер",
03039, Україна, Київ-39, а/с № 130.
Свідоцтво №3366 від 25.01.93.

ВАТ Білоцерківська книжкова фабрика,
256400, м. Біла Церква, вул. Леся Курбаса, 4.



Аносов Иван Павлович

Родился 24 апреля 1956 г. в с. Владимировка Волновахского р-на Донецкой обл. В 1978 г. окончил Мелитопольский государственный педагогический институт, химико-биологический факультет. В 1987 г. – аспирантуру в научно-исследовательском институте физиологии детей и подростков АПН СССР.

Кандидат биологических наук, профессор, ректор Мелитопольского государственного педагогического института, заведующий кафедрой анатомии и физиологии человека и животных.

Заслуженный работник народного образования Украины. Участник международных конференций. Автор 50 научных работ, в том числе:

Анатомия человека: Учеб. пособие (К., 1995);

Словарь анатомических терминов (К., 1997).



Кулинич Леонид Яковлевич

Родился 4 января 1940 г. в с. Елисеевка Андреевского р-на Запорожской обл. В 1968 г. окончил биологический факультет Московского государственного университета, кафедру академика, лауреата Ленинской премии Л. А. Зенкевича (зоология беспозвоночных). В 1970 г. – аспирантуру в Зоологическом институте АН СССР.

Кандидат биологических наук, доцент кафедры экологии и охраны природы Мелитопольского государственного педагогического института. Читает курсы "Экология", "Зоология беспозвоночных", "Генетика", "Дарвинизм". Автор 30 научных работ, в том числе:

Екологія для всіх (К., 1985);

Довідник з біології (К., 1986).